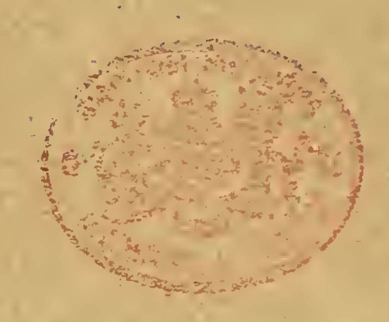



Abhandlungen der Königlich Preufsischen
Geologischen Landesanstalt.
Neue Folge. Heft 44.

Zur Anatomie

lebender und fossiler Gymnospermen-Hölzer.

Von



Dr. Walter Gothan.

Herausgegeben
von der
Königlich Preußischen Geologischen Landesanstalt u. Bergakademie.

BERLIN.
In Vertrieb bei der Königlichen Geologischen Landesanstalt und Bergakademie.
Berlin N. 4, Invalidenstr. 44.
1905.





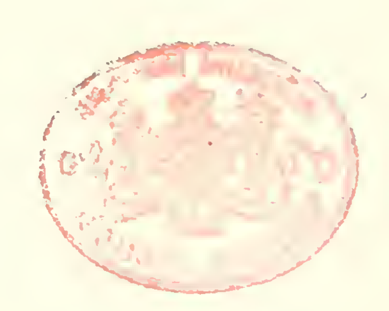

Abhandlungen

der

Königlich Preufsischen Geologischen Landesanstalt.

Neue Folge.

Heft 44.



BERLIN.

In Vertrieb bei der Königlichen Geologischen Landesanstalt und Bergakademie.
Berlin N. 4, Invalidenstr. 44.

1905.



Zur Anatomie

lebender und fossiler Gymnospermen-Hölzer.

Von

Dr. Walter Gothan.

Herausgegeben

von der

Königlich Preußischen Geologischen Landesanstalt u. Bergakademie.

BERLIN.

In Vertrieb bei der Königlichen Geologischen Landesanstalt und Bergakademie.

Berlin N. 4, Invalidenstr. 44.

1905.



Inhalts-Übersicht.



Vorwort.

Die vorliegende Arbeit ist entstanden durch Veranlassung meines verehrten Lehrers Prof. Dr. H. POTONIÉ[1]). Als ich begann, mich mit paläobotanischen Studien zu befassen, wies er mich auf das Gebiet der fossilen Gymnospermenhölzer hin; dieser schwierige Zweig der Paläobotanik ist augenblicklich — man könnte auch sagen, schon lange — in einer derartigen Verwirrung, daß es unmöglich ist, ein fossiles Holz auf Grund der Literatur einwandfrei zu bestimmen; vielmehr muß jedem, der sich eingehender mit der Xylopaläontologie beschäftigt, die Einsicht kommen, daß eine gewissenhafte Bestimmung auch nur eines Holzes gleichbedeutend ist mit einer monographischen Bearbeitung wenigstens der betreffenden Gruppe von fossilen Hölzern. Bei der ungeheuer zerstreuten Literatur ist das ein langwieriges Unternehmen.

Im Verfolg der Untersuchungen drängte sich aber bald die weitere Einsicht auf, daß unsere Kenntnisse von der Anatomie der lebenden Gymnospermenhölzer für eine erfolgreiche Bearbeitung der fossilen nicht ausreichen. Wir sind in dieser Beziehung über die Arbeiten von HARTIG, SANIO, GÖPPERT (1841 u. folg.), KRAUS, (1864) und C. SCHRÖTER (1880) nicht oder wenig hinausgekommen. Eine Neu-Untersuchung der lebenden Gymnospermenhölzer erschien daher unumgänglich. Die Beschaffung des nötigen Materials war mit großen Schwierigkeiten verknüpft.

Da auf diese Weise Arbeiten nötig wurden, die man von andrer Seite bereits für erledigt hält und selbst dafür halten möchte, häuften sich die Vorarbeiten in solcher Weise, daß eine kritische

[1]) In dieser Arbeit wird die Einteilung der Gymnospermen, die POTONIÉ in seinem Lehrbuch der Pflanzenpaläontologie (1899) gegeben hat, benutzt werden.

Bearbeitung der fossilen Hölzer in dem Sinne einer »art-«gemäßen Fixierung noch nicht gegeben werden konnte; es wird dies später geschehen und zwar zunächst in dem Lieferungswerk: Abbildungen und Beschreibungen fossiler Pflanzen von H. POTONIÉ.

Der jetzige Zustand der Xylopaläontologie erfährt am besten eine Beleuchtung aus ihrer Geschichte. Besonders nachdem A. SCHENK in Leipzig sich des Studiums fossiler Hölzer angenommen hatte, war in den achtziger und Anfang der neunziger Jahre des vorigen Jahrhunderts eine Art Blütezeit für diesen Zweig der Paläobotanik angebrochen — wenigstens was die Zahl der Publikationen anlangt —; außer den Arbeiten der Schüler SCHENK's (FELIX, H. VATER u. a.) fallen in diese Periode auch die Arbeiten von CONWENTZ, SCHRÖTER, BEUST u. a. Seitdem sind eingehendere Abhandlungen auf diesem Gebiet nicht mehr zu verzeichnen. Man kann sich des Eindrucks nicht erwehren, als ob die verständigen Autoren die Zwecklosigkeit eines weiteren Arbeitens ohne eine durchgreifende, monographische Aufarbeitung des vorhandenen Materials eingesehen hätten. Es ist dies auch der einzige Weg, auf dem Besserung geschaffen werden kann, wozu die folgenden Kapitel eine Vorarbeit bilden sollen. Die mannigfachen Änderungen, die an dem alten System nötig wurden, und die Merkmale, nach denen die Einteilung der Gymnospermen auf Grund von holzanatomischen Gesichtspunkten zu erfolgen hat, sind am Schluß in Form einer, so weit möglich, analytischen Tabelle zusammengestellt.

Schließlich sei mir gestattet, den Herren, die mich bei der Ausführung der vorliegenden Arbeit — sei es durch Zuweisung von Holzproben lebender Gymnospermen, sei es durch Übersendung von Dünnschliffen fossiler Hölzer — unterstützt haben, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen. Es sind dies Herr Geheimrat ENGLER (Berlin), Herr Professor C. SCHRÖTER (Zürich), Herr Professor NATHORST in Stockholm, Herr Professor Graf ZU SOLMS-LAUBACH in Straßburg (Elsaß), Herr Ökonomierat SPÄTH in Baumschulenweg und Professor STERZEL in Chemnitz; vor allem aber schulde ich meinem hochverehrten Lehrer und Förderer, Herrn Professor POTONIÉ, Dank, der mir seine Unterstützung stets in selbstlosester Weise zu Teil werden ließ.

Historisches.

Die fossilen Hölzer haben wegen ihrer meist schon äußerlich zu Tage tretenden Holzstruktur seit langer Zeit das Interesse erregt; schon PLINIUS, vielleicht schon THEOPHRAST waren sie bekannt. Eine ausführliche Geschichte unserer Kenntnis von den fossilen Hölzern bietet GÖPPERT in seiner Monographie der fossilen Koniferen (1850, S. 71 ff.), und zwar auch ausführlich für die Zeit vor WITHAM OF LARTINGTON, des Vaters der wissenschaftlichen Xylopaläontologie. Wir werden uns im Folgenden genauer nur mit der nach-WITHAM'schen Zeit beschäftigen, in der das Mikroskop die Untersuchung fossiler Hölzer auf wissenschaftlichen Boden stellte.

Bereits vor der Benutzung dieses unentbehrlichen Hülfsmittels begegnen wir Versuchen, eine Nomenclatur der fossilen Hölzer — naturgemäß nur nach der äußeren Beschaffenheit — einzuführen. Schon bei GESNER, einem Zeitgenossen des berühmten AGRICOLA (um 1550), finden wir Namen wie *Elatides*, *Phegites*, *Dryïtes* etc. Das später vielbenutzte Wort *Lithoxylon* findet sich zuerst bei LUIDIUS (1699). Ausführliche Listen fossiler Hölzer nebst Fundpunktsangabe finden sich in SCHEUCHZER's Herbarium diluvianum (1709), der ebenfalls den Namen *Lithoxylon* oder *Lignum fossile* gebraucht. Auch bei LINNE ist ein Fortschritt nicht zu verzeichnen, und die folgenden Forscher, die sich mit dem Studium fossiler Hölzer befaßten (u. a. VOLKMANN, WERNER, SCHLOTHEIM, CHR. F. SCHULTZE (1770), der zwei sich speziell auf den Versteinerungsprozeß bei fossilen Hölzern beziehende Schriften veröffentlichte, STERNBERG) kamen und konnten nicht viel über ihre Vorgänger

hinauskommen, so lange sich eine Untersuchung auf das Äußere beschränkte.

Der erste, der unter Verwendung von Dünnschliffen nach NICOL's Vorgang das Mikroskop anwandte, war der schon genannte WITHAM OF LARTINGTON, dessen 1833[1]) erschienenes Werk: »Internal structure of fossil vegetables« den Beginn des wissenschaftlichen Studiums der fossilen Hölzer bezeichnet.

Bereits vor WITHAM oder zugleich mit ihm hatten 1828 B. SPRENGEL und 1832 COTTA (die Dendrolithen) den Weg der mikroskopischen Untersuchung versteinter Stammreste beschritten, aber diese gehörten Archegoniaten (Psaronien u. a.), *Cycadofilices (Medullosa)* und Monocotyledonen (Palmen) an; überdies ist die ausgedehnte Anwendung von Dünnschliffen und damit die Beobachtung in durchfallendem Licht, die allein verläßliche Resultate liefern, zuerst von WITHAM geschehen[2]).

Nach WITHAM war es vornehmlich GÖPPERT, der sich bereits sehr früh mit dem Studium fossiler Gymnospermenhölzer befaßte und dafür sein ganzes Leben hindurch eine Vorliebe bewahrte. Er erkannte bald, daß ohne eingehende Kenntnis der anatomischen Systematik der lebenden Gymnospermenhölzer für die Bestimmung fossiler nichts Ersprießliches zu hoffen war. Als Frucht dieser Studien erschien 1841 das grundlegende »De coniferarum structura anatomica«, über dessen Resultate wir — wenn auch unleugbar mancher Fortschritt gemacht worden ist — im Allgemeinen auch heute noch nicht viel hinaus sind. Dies gilt insbesondere für die von GÖPPERT aufgestellten »Gattungen«, d. h. in diesem Falle: Sammelnamen, denn diese »Gattungen« begreifen in sich z. T. eine

[1]) Bereits im Jahre 1830, dann 1831 hatte WITHAM über seine Untersuchungen berichtet; das bekannteste, 1833 erschienene, obengenannte Werk, eine Erweiterung der »Observations on fossil vegetables« von 1831, enthält jedoch erst die Aufstellung seiner anatomisch begründeten »Genera« und seine Classification, weshalb wir mit Recht das Jahr 1833 das Geburtsjahr der wissenschaftlichen Xylopaläontologie nennen können.

[2]) Die von späteren Forschern, wie GÖPPERT und KRAUS, vielfach angewandte Splittermethode vermag zwar in keiner Weise die Dünnschliffe zu ersetzen, liefert aber, wie auch Verfasser dieser Arbeit sich überzeugte, manchmal — namentlich orientierungsweise — sehr brauchbare Resultate.

sehr große Anzahl von wirklichen Genera, deren Holzbau — namentlich gilt das für die Cupressineen — von einer erstaunlichen Gleichförmigkeit ist und offenbar auch früher gewesen ist. Dasselbe Zeugnis kann man ihm jedoch nicht in der Begrenzung der Arten in seinen zahlreichen späteren Publikationen[1]) über fossile Hölzer ausstellen, und dies muß um so mehr Wunder nehmen, als von ihm selbst die häufige Unmöglichkeit der Unterscheidung von Arten der lebenden Hölzer wohl erkannt und ausgesprochen war. Vielfach werden Erhaltungszustände als »Arten« beschrieben, oder er legt sonst unwesentlichen Merkmalen unterscheidenden Wert bei. Eine Übersicht seiner Einteilung ergibt sich aus folgender Tabelle:

1. Hoftüpfel quincuncial gestellt, meist infolge gedrängter Stellung gegenseitig abgeplattet:
   Forma Araucariae (*Araucarites*).
2. Hoftüpfel nicht gedrängt, und, wenn mehrreihig, meist gleich hochstehend (opponiert).
   α) Holzparenchym (verticales) vorhanden. Harzgänge fehlend:
   Forma Cupressinearum (*Cupressinoxylon*).
   β) Harzparenchym fehlend.
   αα) Harzgänge fehlend,
   Forma Pini s. lat. } *Pinites.*
   ββ) Harzgänge vorhanden,
   Forma Pini s. str. } *Pinites.*
3. Tracheïden mit Spiralenverdickung:
   Forma Taxi (*Taxites*).

Über *Physematopitys* und *Spiropitys* siehe S. 58 und 69.

Außer GÖPPERT hat sich UNGER, dann ENDLICHER mit dem Studium fossiler Hölzer beschäftigt, beide ohne einen Fortschritt gegen GÖPPERT zu erreichen; sie acceptierten übrigens dessen Nomenclatur nicht, sondern hatten eigene Benennungen, z. T. von SCHLEIDEN[2]) entnommen: *Dadoxylon* ENDL. statt *Araucarites* GÖPP., *Peuce* SCHLEIDEN, *Thujoxylon* UNGER und *Taxoxylon* UNGER u. a. Es sei hier auch eine Arbeit THEODOR HARTIG's erwähnt (Bot.

[1]) Am bekanntesten seine »Monographie der fossilen Coniferen« 1850.

[2]) Über die Natur der Kieselhölzer, V. Programm des physiolog. Instit. zu Jena, 1855. Diese Schrift habe ich bisher trotz mehrfacher Bemühungen auch aus Jena nicht erlangen können.

Ztg. 1848, S. 122 ff.), in der dieser eine Systematisierung tertiärer Hölzer versucht. Die Merkmale, die er benutzt, sind jedoch, wie schon GÖPPERT betonte, zur Diagnostik größtenteils unbrauchbar, und so ist diese Arbeit in der zahlreichen Litteratur sozusagen verschollen.

Eine sorgfältige und eingehende Abhandlung erschien im Jahre 1855 von MERCKLIN (*Palaeodendrologicon rossicum*), die, wenngleich sie im Wesentlichen nichts Neues zu Tage förderte, doch wegen der Gewissenhaftigkeit des Autors einen bleibenden Wert behalten wird; seine Angaben machen wenigstens eine Nachkontrolle möglich.

Im Jahre 1864 erschien dann die Arbeit von GREGOR KRAUS (Mikroskop. Untersuchungen über den Bau lebender und vorweltlicher Nadelhölzer, Würzburg. naturw. Zeitschr. Bd. V, 1864, S. 144 ff., 1 Tafel), der noch einmal eine große Anzahl lebender Hölzer untersuchte, auf GÖPPERT's Fehler nachdrücklich hinwies und später in SCHIMPER's Traité de paléont. végétale (Bd. 2, S. 363 bis 385) eine Klassifizierung der fossilen Gymnospermenhölzer bot, auf der alle späteren wichtigen Abhandlungen über unsern Gegenstand mehr oder weniger basieren. Die von ihm (l. c. S. 369/70) gebotene Einteilung ist folgende:

A. Cellulae prosenchymatosae aporae[1]) *Aporoxylon* UNGER.
B. Cellulae prosenchymatosae porosae.
  I. Pori uniseriales distantes vel oppositi.
    a) Cellulae prosench. sine spiralibus.
      1. Cellulis parenchymatosis (d. h. verticalem Holzparenchym) resiniferis nullis.
        α) Radii medullaris cellulae in sectione transversa rotundae.
          Physematopitys GÖPPERT (cf. S. 58).
        β) . . . . . oblongae.
          Cedroxylon KRAUS.
          (*Pinites* GÖPP. ex p., *Peuce* UNG. ex p.)
      2. Cellulis parenchymatosis (resiniferis) creberrimis.
          Cupressoxylon KRAUS.
          (*Cupressinoxylon* GÖPP., *Thujoxylon* UNG.)

[1]) Die »Aporosität« des *Aporoxylon* ist inzwischen längst als von UNGER zu Unrecht behauptet erkannt worden (von GÖPPERT, RENAULT u. a.); es ist ein gewöhnlicher *Araucarites* GÖPPERT.

3. . . . . . crebris ductibusque resiniferis.
Pityoxylon Kraus.
(*Pinites* Göpp. ex p.. *Peuce* Ung. ex p.)
b) Cellulae prosench. poroso-spirales.
1. Radiis medullaribus porosis.
Taxoxylon Kraus.
(*Taxites* Göpp., *Taxoxylon* Ung.)
2. Radiis medullaribus poroso-spiralibus (?)
Spiropitys Göpp. [1]).
II. Pori uniseriales contigui vel spiraliter dispositi pluriseriales.
a) Pori rotundi, vel contiguitate polygoni.
1. Radiis medullaribus simplicibus (uniserialibus).
Araucar(i)oxylon Kraus.
(*Araucarites* Göpp., *Dadoxylon* Endl.)
2. Radiis medullaribus compositis.
Pissadendron Endl.
(*Palaeoxylon* Brongniart).
b) Pori compressi, oblongi.
Protopitys Göppert.

Hierzu ist zu bemerken, daß *Pissadendron* z. T. (Schenk, 1890, S. 855) und *Protopitys* (Solms-Laubach, 1893, S. 197—210) als Archegoniaten (betr. letzterer wohl besser: *Cycadofilices*) entlarvt sind.

Die obige Klassifikation ist seitdem von den allermeisten Autoren als Grundlage benutzt worden (weshalb Kraus das durch Priorität vorberechtigte *Cupressinoxylon* Göppert durch *Cupressoxylon* ersetzt, ist nicht begründet; abgesehen von der Priorität ist die Göppert'sche Bezeichnung besser, denn sie besagt: Holz von Cupressineen, *Cupressoxylon* dagegen: Holz von *Cupressus*); nach Kraus' Vorgang wurde von späteren Autoren die Endung — *xylon* gewissermaßen als Kennzeichen für eine auf Grund von Holzresten bestimmte »Spezies« verwandt und zugleich die Göppert'sche Endung — *ites* aus der Holznomenclatur fast verbannt und auf Blatt- und Zapfenreste beschränkt.

Kraus erkannte weiterhin auch bereits, daß einige lebende Gattungen in ihrem Holzbau in eigentümlicher Weise charakte-

[1]) Diese »Gattung« Göppert's ist von Kraus als spiralgestreiftes *Cupressoxylon* angesprochen worden (1892, S. 75); die Spiralen werden allerdings kaum den Markstrahlzellen angehört haben (cf. S. 69); nach der Abbildung ist es aber ein spiralgestreiftes *Pityoxylon*, kein *Cupressoxylon*!

risiert sind (für *Ginkgo* hatte das schon GÖPPERT bemerkt, woher seine *Physematopitys*), nämlich *Glyptostrobus* und *Phyllocladus* (für beide jedoch, wie später gezeigt werden wird, irrtümlich, vergl. die große Tabelle); er schlug für solche Fälle vor, den Namen des lebenden Genus für das Holz zu verwenden; den Anfang machte er mit seinem *Glyptostrobus tener* (1864, S. 195, Fig. 12). Seinem Beispiel folgten später SCHRÖTER (1880), der auf Holzreste hin eine *Ginkgo* und *Sequoia* (letztere allerdings zu Unrecht), A. SCHENK (1890), der einen *Phyllocladus Mülleri*, CONWENTZ (1890), der seine *Pinus succinifera* aufstellte u. a. Dies ist natürlich nur dann allenfalls statthaft, wenn man nach den Befunden an lebendem Material die Überzeugung gewonnen hat, daß die betreffende Struktur wirklich ausschließlich der betreffenden Gattung zukommt, und auch dann ist noch Kritik von Nöten! *Pinus* läßt sich (entgegen CONWENTZ, MAYR u. a.) holzanatomisch sogar sensu strictu (cf. Tabelle) erkennen, *Ginkgo* wohl desgleichen. Betreffs seines *Glyptostrobus tener* hat KRAUS übersehen, daß *Cunninghamia* ebenso gebaut ist, desgleichen SCHENK bei seinem *Phyllocladus Mülleri*, daß die *Phyllocladus*-Struktur (abgesehen von *Sciadopitys verticillata*, siehe Tabelle), soweit ich bisher sah, auch *Podocarpus andina* und *spicata*, *Dacrydium Franklini* (wie auch KLEEBERG, Bot. Ztg. 1885 S. 723), *Microcachrys tetragona* und *Pherosphera Hookeriana* zukommt; nach BEUST (1884, S. 35) würde auch *Octoclinis Backhousi* HILL. so gebaut sein.

Ein weiteres Verdienst von KRAUS ist es, nach dem Vorgange HUGO VON MOHLS (Bot. Ztg. 1862 S. 225 ff.) auf die Unterschiede zwischen Ast-, Stamm- und Wurzelholz hingewiesen zu haben; CONWENTZ (1880) und FELIX (1882) haben diese Verhältnisse weiter klar gelegt, und CONWENTZ schlug für die Wurzelhölzer die Vorsilbe *Rhizo-*, FELIX für Stamm- und Asthölzer die Vorsilben *Cormo-* und *Clado-* vor, ein undurchführbares Verfahren, da es einerseits nicht angängig ist, bewußt verschiedene Teile einer und derselben Pflanze mit verschiedenen Namen zu belegen, andererseits die Übergänge zwischen den Extremen so allmählich sind, daß man meist nur vermutungsweise seine Ansicht äußern kann. Es sei hier gleich vorgreifend bemerkt, daß selbst die

Unterscheidung von Stamm- und Wurzelholz, die noch am ersten durchführbar ist, auf schwachen Füßen steht, da die Stammpartien über der Wurzel noch längere Zeit hindurch Wurzelholzbau zeigen; ja, selbst im Astholz tritt dieser unter gewissen Verhältnissen in typischer Ausbildung auf, und dies dazu an Ästen vollständig normal gewachsener Bäume (»Hängezweige« von *Pinus silvestris;* vergleiche S. 18, 19). —

In der Kompilation der bis dahin beschriebenen fossilen Holz-»Spezies« in SCHIMPERS Traité de paléont. végét. unternahm KRAUS im Anschluß an seine Klassifikation, die beschriebenen Arten bei seinen Typen unterzubringen, wobei er meist die »Spezies« betreffs ihrer Haltbarkeit unangetastet ließ. Die wertvollste Zusammenstellung aus neuerer Zeit lieferte SCHENK in ZITTEL's Handbuch der Paläontologie II (S. 848—879); von einer Identifizierung der Arten sieht jedoch auch dieser Autor ab, von denen, wie schon KRAUS betonte, nur die allerwenigsten haltbar sein können. Zu den gewissenhaftesten und verläßlichsten Beobachtern gehört ohne Zweifel auch SCHMALHAUSEN, dessen sorgfältige Angaben und Abbildungen wir noch mehrfach später zu würdigen haben werden. Anfänge zur Verringerung der Zahl der aufgestellten Arten finden sich bei mehreren Autoren (KRAUS, FELIX, CONWENTZ u. a.), ohne daß indeß ein konsequentes Weitergehen in dieser Richtung bemerkbar würde; es fehlt dazu eben an einer monographischen Bearbeitung der lebenden wie der fossilen Gymnospermenhölzer. Dies ist allerdings ein schwieriges und zeitraubendes Unternehmen, da, wie schon gesagt, nicht einmal die lebenden Gymnospermen anatomisch hinreichend bekannt sind. Dieser Ansicht scheint allerdings J. FELIX nicht zu sein, wenn er (Studien über foss. Hölzer, 1882 S. 3) einleitend bemerkt: »Bei den Coniferenhölzern werde ich mich auf wenige Bemerkungen beschränken können, da die anatomischen Verhältnisse durch die Arbeiten eines GÖPPERT, HARTIG, SANIO, KRAUS u. a. fast allseitig klargestellt sind[1].« Wie wenig diese Ansicht gerechtfertigt ist, wird sich im Verlaufe unserer Untersuchungen von selbst ergeben.

[1] Diese Ansicht ist um so bemerkenswerter, als dieser Satz jedenfalls von SCHENK, unter dessen Leitung FELIX's Arbeit entstanden ist, sanktioniert worden ist.

Es ist nun noch kurz auf die Arbeiten der Amerikaner hinzuweisen, von denen DAWSON, PENHALLOW und KNOWLTON zu nennen sind; von diesen folgte der erste der UNGER-ENDLICHERschen Nomenklatur (*Dadoxylon* ENDL.). PENHALLOW und KNOWLTON schlossen sich später an KRAUS und FELIX an. PENHALLOW veröffentlichte 1896 auch eine vergleichend-anatomische Studie über (lebende) amerikanische Coniferen und Taxaceen; die von ihm gemachten Unterschiede sind jedoch zum großen Teil unbrauchbar. KNOWLTON gab u. a. 1900 eine »Revision of the Genus *Araucarioxylon* of KRAUS« heraus, in der er eine Benennung der *Araucarioxyla (Dadoxyla)* nach FELIX'schen Prinzipien (cf. S. 13) durchzuführen versuchte. Von der im Titel weiterhin angekündigten »partial synonomy of the species« sieht man jedoch im Text nichts, er ignoriert sogar die wenigen Winke in der Literatur gänzlich, die er gleichwohl zitiert.

Betreffs der sonstigen zahlreichen Arbeiten muß auf den Katalog (cf. S. 101) verwiesen werden; dieselben finden sich in den verschiedensten Zeitschriften zerstreut, teils als Teile größerer geologisch-paläontologischer Schriften.

Im Folgenden werden nun zunächst die *Dadoxyla* kritisch gesichtet werden, alsdann die übrigen. Obwohl infolge der mangelhaften Kenntnis der lebenden Hölzer auf diese meist noch das Schwergewicht gelegt werden mußte, sind bemerkenswerte fossile Hölzer möglichst schon berücksichtigt. Wie schon im Vorwort (S. 2) gesagt, sind die holzanatomischen Unterschiede in einer größeren Tabelle zusammengestellt, an der es bisher überhaupt noch fehlt. Die Tabellen bei SCHENK, SCHRÖTER u. a. sind zu wenig ausführlich — abgesehen von etwaigen Fehlern. Die Tabelle von MÖLLER (Denkschr. der Akad. der Wiss. in Wien 1876 Bd. 36 S. 308/9) ist unbrauchbar; sie zeigt, daß der Autor die xylopaläontologische Literatur nicht kennt (in der über die systematische Anatomie unserer Hölzer sich weit mehr Data finden als in der rein botanischen).

Weiter habe ich versucht, die Frage der »Spiralstreifung« zu lösen, über die (auch bei den Nicht-Paläobotanikern) noch

immer keine Klarheit herrscht, die sogar noch immer mit der Spiralverdickung von *Picea*-Typus (cf. S. 61) verwechselt wird.

In einer weiteren kleinen Tabelle ist ein neues System der fossilen Gymnospermenhölzer zusammengestellt, das aus der großen Tabelle abgezogen ist; es weist erhebliche Abweichungen von dem alten System von Göppert-Kraus ab, das, wie sich im Verlauf der Untersuchungen ergab, modifiziert werden mußte. Inwieweit das neue System bei den fossilen Hölzern anwendbar sein wird, muß sich bei der Bearbeitung dieser von selbst ergeben.

Araucarioxylon Kraus und Cordaioxylon Felix (Cordaixylon Grand' Eury).

Kennzeichen: Hoftüpfel meist klein (in der Regel nur 9—12 μ hoch), quincuncial gestellt; wenn einreihig, sich oben und unten, wenn mehrreihig, sich allseits (zu Polygonen) abplattend; Porus meist, bei einigen Formen stets schräg elliptisch, sich mit dem des Gegentüpfels kreuzend[1]; Markstrahlen einreihig bei den lebenden und geologisch jüngeren, mehrreihig oft bei den älteren Typen, bei den ersteren ziemlich niedrig, bei den letzteren oft recht hoch (30 und mehr Zellen). Jahrringbildung, auch bei den lebenden, zumeist auffallend undeutlich. Markstrahltüpfel, soweit bisher eruierbar, rund, mit schräg-elliptischem Porus (dieser weit deutlicher als der »Hof«), meist zu mehreren (3—11, auch selbst mehr) pro Kreuzungsfeld (d. h. für die oblonge Fläche, die für das Auge durch Kreuzung einer Markstrahlzelle mit einer Hydrostereïde[2]) entsteht). Holzparenchym (verticales) fehlt bei den lebenden (nach Schenk (1890, S 857) soll solches vorkommen); Tangentialtüpfel fehlend oder sehr spärlich.

[1]) Bei den übrigen Coniferen ist dies nur im Spätholz der Fall; stark araucarioïd sind in dieser Beziehung *Ginkgo*.

[2]) Da in der sonst üblichen Nomenclatur als Tracheïden sowohl die reinen Hydroïden, als auch die Holzzellen der Gymnospermen, welche sowohl wasserleitende als festigende Elemente sind, bezeichnet werden, so werde ich im Folgenden für diese Zellen stets den von Potonié (1884, S. 11) vorgeschlagenen Ausdruck Hydrostereïden gebrauchen, der nach der Schwendener'schen physiologisch-anatomischen Schule den Funktionen dieser Zellen allein gerecht sind.

I. Nomenclatur und Hoftüpfelreihenzahl.

Was die Nomenclatur anbetrifft, so hat hier, wenn wir von dem WITHAM'schen, heute nicht mehr brauchbaren *Pinites* absehen, der *Araucarites* Göppert (non PRESL) 1845 die Priorität. Dieser Name ist indes zu verwerfen, da er bereits von PRESL in STERNBERG's Versuch (II, S. 203, 1838) für Zweig- und Zapfenreste vergeben war[1]). Aus diesem Grunde führte ENDLICHER sein *Dadoxylon* ein (Synops. Conif. 1847); KRAUS (Sitzungsberichte d. naturf. Gesellsch. zu Halle 1882, S. 45) stellte dann sein *Araucarioxylon* auf, das von den meisten späteren Autoren — zu Unrecht — acceptiert wurde. FELIX (Unters. üb. d. inn. Bau westfäl. Carbonpfl. 1886, S. 56) suchte beide Bezeichnungen zu retten, indem er *Dadoxylon* ENDL. (ex p.) für die Hölzer des Palaeozoikums, *Araucarioxylon* KRAUS für die jüngeren Epochen gebrauchen wollte, mit dem Hinweis darauf, daß »die in den palaeozoischen Formationen sich findenden Hölzer mit der Struktur der Araucarien nicht zu dieser Familie gehören, da letztere erst in der jurassischen Periode, und wenn man die Gattung *Albertia* dazu rechnet, allerdings schon im Buntsandstein, aber jedenfalls erst im mesozoischen Zeitalter auftritt« (l. c., S. 57). Ganz abgesehen davon, daß die Nichtzugehörigkeit der rotliegenden *Walchia* zu den Araucarieen nicht erwiesen, vielmehr das Gegenteil wahrscheinlich ist, daß ferner manche Hölzer des produktiven Carbons, selbst des Culms sich von den auf die Walchien bezogenen mit *Tylodendron*-Markform (vergl. H. POTONIÉ, die fossile Pflanzengattung *Tylodendron* 1888) nicht unterscheiden lassen, wie deutlich GÖPPERT's *Araucarites Rhodeanus* zeigt, der von ihm selbst aus dem Carbon und Rotliegenden angegeben wird, kommt man mit diesem Vorschlag erst garnicht durch, wenn man Geschiebehölzer vor sich hat, über deren Alter nichts zu ermitteln ist. Gleichwohl hat sich die FELIX'sche Nomenclatur bereits weitgehenden Eingang in der Literatur verschafft.

---

[1]) Um so weniger verständlich ist es, wie GÖPPERT immer wieder *Araucarites* PRESL et GÖPPERT schreiben konnte.

Nachdem ferner durch die Untersuchungen RENAULT's und GRAND'EURY's sich ergeben hatte, daß die Cordaiten Araucaritenbau besaßen, war man bemüht, das Holz dieser eigentümlichen Gymnospermen von der Menge der übrigen *Araucarioxyla-Dadoxyla* zu trennen, und FELIX glaubte die Lösung auch dieses Problems gefunden zu haben. (Üb. d. verst. Hölzer von Frankenberg i. S., 1883, S. 5 ff). Er stützte sich dabei auf RENAULT's Angaben und Abbildungen (Structure comparée de quelques tiges . . . 1879, S. 285 ff., Taf. 15, 1—6), nach denen bei diesen Hölzern die Hoftüpfel stets die ganze Radialwand der Holzzellen bedeckten, sodaß oft bei größeren Zellen eine Hoftüpfelreihenzahl resultiert, wie sie bei den lebenden Araucarieen, die auch nie eine vollständige Bedeckung der Radialwand durch die Hoftüpfel aufweisen, nicht oder höchstens in der Wurzel vorkommt; bei diesen sind gewöhnlich 1—2, in altem und namentlich im Wurzelholz auch 3—4 Tüpfelreihen zu beobachten (vergl. SCHACHT, Bot.-Ztg. 1862, S. 409 seq., Taf. 13, 14, WINKLER, ibid. 1872, S. 584, Taf. 7). Man muß hierbei bedenken, daß die Zahl der Tüpfelreihen z. T. von der Breite der Zellwand abhängig ist und daß das ältere Holz mehr Tüpfelreihen aufweist. Zum Teil mag daher die Vielreihigkeit der Hoftüpfel der fossilen Hölzer auf Rechnung ihrer größeren Dimensionen zu setzen sein; vielleicht erreichen die lebenden Araucarien nicht die Dicke der mächtigen Stämme z. B. des Rotliegenden; das riesige *Megadendron* (*Araucarioxylon*) *saxonicum* mißt nach STERZEL (Gruppe verkieselter Araucaritenstämme etc. 1900, S. 11) ca. $1^1/_2$ Meter im Durchmesser, wobei die Rinde noch garnicht mitgemessen ist, während nach BEISSNER (Handb. d. Nadelholzk. S. 203) *Araucaria imbricata* nur bis 1 Meter Durchmesser erreicht; *A. brasiliensis* soll dagegen bis $2^1/_2$ m dick werden (zu bedenken ist jedoch, daß so dicke Stämme, wie es scheint, noch garnicht untersucht sind. SCHACHT's Material (l. c.) war fünfzig-, WINKLER's (l. c.) nur dreißigjährig). Fast noch erheblichere Dimensionen besitzt ein neuerdings in Chemnitz aufgefundener Stamm (STERZEL, Ein verkieselter Riesenbaum aus d. Rotl. von Chemnitz, 1903, S. 23—41, 2 Tab.) von ungefähr gleichem Umfang; auch dieser ist entrindet.

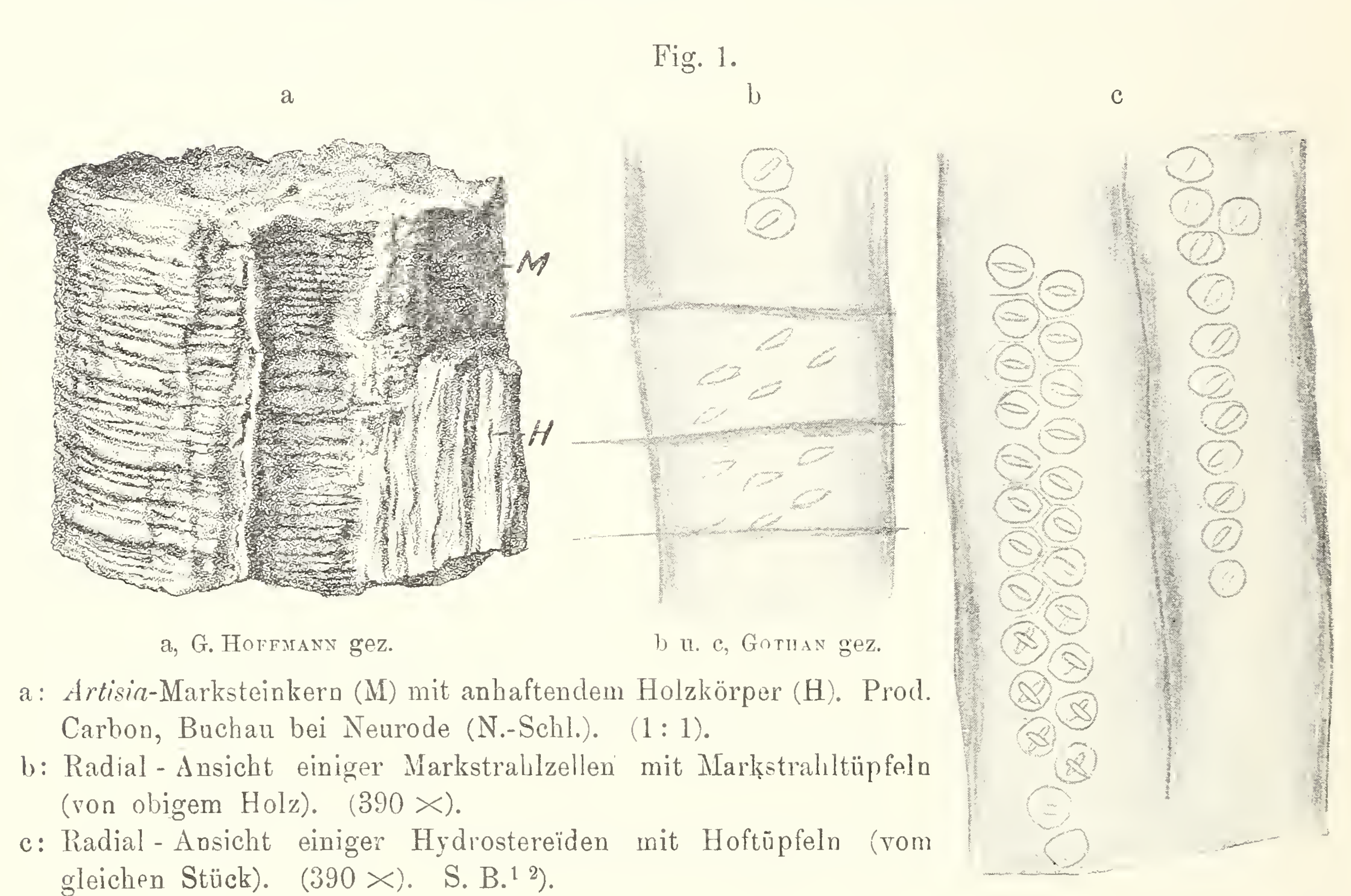
Gleichwohl aber müssen wir zugeben, daß — wie mit Zentrum erhaltene Stücke beweisen — viele Hölzer der älteren Formationen an sich mehr Tüpfelreihen als die lebenden besessen haben. Schwierig ist es dann oft, bei größerer Tüpfelreihenzahl zu entscheiden (namentlich bei Verschiebung der Zellwände), ob die Tüpfel die ganze Radialwand bedecken oder nicht, indem man an manchen Stellen dieses sieht, an andern wieder nicht, was dann auf Schwund(?) der Randtüpfel beruhen kann. Schon hierdurch ist es oft unmöglich, zu sagen, ob man *Cordaioxylon* FELIX vor sich hat oder die andere Form. Wenn man sich aber die Angaben der Autoren über diesen Gegenstand genauer ansieht, so findet man, daß z. B. GRAND'EURY (Flore carbonifère d. Dép. d. l. Loire, S. 257) das die *Artisia*-Markkerne umgebende Holz schlechthin als *Dadoxylon* bezeichnet und aus den Diagnosen, die er von seinem *Dadoxylon stephanense* und *subrhodeanum* gibt, die er doch auch als Cordaitenhölzer betrachtet, kann man nicht entnehmen, daß diese den Bau des FELIX'schen *Cordaioxylon* besitzen, zumal er von seinem *Dadoxylon subrhodeanum* die Ähnlichkeit mit *Araucarites Rhodeanus* GÖPP. ausdrücklich hervorhebt, der als Typus der nicht cordaioxyloïden Araucariten betrachtet werden kann.

Die Vermutung, daß FELIX in der Aufstellung seines *Cordaioxylon* etwas verfrüht verfahren ist, wie auch VATER (die foss. Hölzer aus den Phosphoritlagern Braunschweigs, 1884, S. 783) meint, liegt daher nahe. Trotzdem haben sich viele Autoren FELIX unbedenklich angeschlossen und sind sogar soweit gegangen, Hölzer von *Cordaioxylon*-Bau schlechtweg als *Cordaites* zu bezeichnen, z. B. GÖPPERT-STENZEL (Nachträge z. Kenntnis der Coniferenhölz. d. paläoz. Format. 1888), KNOWLTON (A Revision of the Genus *Araucarioxylon* of KRAUS etc., 1890) u. a. Dies Verfahren ist nur dann zulässig, wenn das betreffende Holz mit *Artisia*-Mark gefunden ist; für diesen Fall mag dem Sammelnamen *Dadoxylon*, der die Spezies als auf Grund von Holzresten bestimmt kennzeichnet, in Klammern *Cordaites* zugefügt werden.

Sehr berechtigte Zweifel an der Möglichkeit der Unterscheidung

von *Cordaioxylon*[1]) müssen dem unparteiischen Beobachter ferner bei dem *Araucarites (Cordaites) medullosus* GÖPP. aufsteigen, der mit *Artisia*-Mark gefunden ist und dessen Cordaiten-Natur daher außer Zweifel ist (GÖPPERT-STENZEL, l. c., Taf. II, Fig. 15, 23); niemand würde auf Grund der Hydrostereidentüpfelung in diesem Holz einen Cordaiten vermuten (vergl. die Schliffe im Arboretum fossile). Die letzten Zweifel in dieser Frage jedoch beseitigte ein glücklicher Zufall, der mir eine *Artisia* mit anhaftendem Holzkörper in die Hände spielte, dessen Hoftüpfel die Radialwand nicht be-

Fig. 1.



a, G. HOFFMANN gez. b u. c, GOTHAN gez.

a: *Artisia*-Marksteinkern (M) mit anhaftendem Holzkörper (H). Prod. Carbon, Buchau bei Neurode (N.-Schl.). (1 : 1).
b: Radial - Ansicht einiger Markstrahlzellen mit Markstrahltüpfeln (von obigem Holz). (390 ×).
c: Radial - Ansicht einiger Hydrostereïden mit Hoftüpfeln (vom gleichen Stück). (390 ×). S. B.[1] [2]).

deckten (Fig. 1a). Das Stück stammt von Buchau in Schlesien; das Holz, das von so guter Erhaltung ist, daß auch die Markstrahltüpfel noch sehr deutlich wahrnehmbar sind, stimmt allerdings mit dem von dort angegebenen sogenannten *Araucarites Rhodeanus* nicht überein, soweit die Abbildungen und Schliffe GÖPPERT's (Arb. foss.)

[1]) Ich will nicht unterlassen, zu bemerken, daß auch Herr Prof. STERZEL in Chemnitz mir seine Zweifel (in litt.) in dieser Frage ausgedrückt hat.

[2]) S. B.[1] bedeutet: Sammlung der Königl. Preuß. Geolog. Landesanstalt in Berlin.

sehen lassen, ist aber, wie Fig. 1b und c zeigt, keinesfalls als *Cordaioxylon* FELIX zu bestimmen. Es ist hierdurch erwiesen, daß die Cordaiten dadoxyloiden und cordaioxyloiden Bau besaßen, daß mithin eine Trennung von *Dadoxylon* und *Cordaioxylon* unmöglich ist. Auffällig bleibt indeß die unverhältnismäßig hohe Hoftüpfelreihenzahl mancher Cordaiten in ganz jungem Holz.

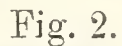
Wir hatten gesehen, wie schwierig es oft ist, die cordaioxyloide Betüpfelung von dem andern Typus zu unterscheiden. Da nun bekanntlich die Zellen des Wurzelholzes infolge ihrer meist größeren Dimensionen mehr Tüpfelreihen besitzen als typisches Stamm- und Astholz, so könnte man denken, daß zu einem (scheinbar?) araucarioid getüpfelten Stammholz ein cordaioxyloides als Wurzelholz gehören könnte. Diese Vermutung fand ich in unverhoffter Weise bestätigt an Schliffen, die mir von Herrn Prof. Grafen zu SOLMS-LAUBACH in liebenswürdiger Weise zur Verfügung gestellt wurden. Es handelt sich um Stücke des *Araucarites Beinertianus* GÖPP. (ex p.), (*Calamopitys beinertiana* SCOTT) von Falkenberg in Schlesien, der durch seine Markstrahlen in ausreichender Weise charakterisiert ist. Unter den Schliffen befinden sich u. a. solche von unzweifelhaften Wurzeln (vergl. SOLMS über *Protopitys*, 1893, S. 208); ihr geringer Durchmesser (ca. 1 Zentimeter) läßt auf ein nicht hohes Alter schließen. An den Stammschliffen nun kann man sich von dem Vorhandensein der *Cordaioxylon*-Tüpfelung, die SCOTT (Primary structure of certain pal. stems. 1902, Taf. IV, Fig. 11) abbildet (daß SCOTT die Zugehörigkeit eines Teiles des *Araucarites beinertianus* zu *Calamopitys* UNGER, also den *Cycadofilices*, nachgewiesen hat, macht für unsere Betrachtungen nichts aus), nicht überzeugen, die auch die Abbildungen von GÖPPERT und STENZEL (1888, Taf. 4, Fig. 38) verneinen; in überaus typischer Weise ist diese jedoch bei dem Wurzelholz vorhanden, wie ich mich an einem zum Glück sehr schiefen Querschliff durch eins der Wurzelstücke überzeugte. Ob nun im Stammholz die randlichen Tüpfel geschwunden waren oder ob die sichtbare *Dadoxylon*-Tüpfelung ursprünglich war, läßt sich nicht entscheiden; da indeß SCOTT's Abbildung (l. c. Taf. IV,

Fig. 11) aus Stammholz stammt, ist wohl ersteres der Fall, was ja auch an sich schon wahrscheinlich ist.

Eine neue Complizierung erfahren diese Verhältnisse angesichts der Unmöglichkeit, Wurzel- und Stammholz bei diesen Hölzern (ohne Erhaltung des Zentrums) zu unterscheiden, zumal da Jahresringe fehlen. Schon bei Hölzern mit typischen Jahresringen ist die Unterscheidung von Wurzel- und Stammholz — von Astholz ganz zu schweigen — dadurch unmöglich, daß die unteren Stammpartien noch ganz typischen »Wurzelholzbau« zeigen. Sehr schön zeigten dies Querschnitte aus den Stammstrünken der Senftenberger Braunkohlengruben, ferner Stümpfe von abgehauenen *Thuja*-Sp., die mir Herr Obergärtner STRAUSS aus dem Berliner Königl. botanischen Garten besorgte; nach der Jahrringbeschaffenheit (gänzliches Fehlen der Mittelschicht des Jahrrings) würden die Hölzer nach dem allgemeinen Usus als »Wurzelhölzer« bezeichnet werden müssen. Auch JEFFREY (The comparative Anatomy etc., Part. 1. The Genus *Sequoia*. Mem. of the Boston Soc. of nat. Hist. Vol. V, 10, 1903, Taf. 68, Fig. 1) bildet hierzu ein schönes Beispiel ab, allerdings unbewußt; er hält den Wurzelholzbau für ein Charakteristikum von *Sequoia gigantea* (sic!). Nach KNY (Anatomie von *Pinus silvestris*, S. 204) zeigen auch die äußeren Jahrringe des Stammholzes Wurzelbau.

Dieses ist indeß nur ein Spezialfall der Tatsache, daß Verminderung des Wachstums oder Störung desselben »Wurzelholzbau« zu erzeugen scheint. Ein Stamm von *Picea excelsa* von den Hirschhörnern (nahe dem Brocken i. H.) mit sehr engen Jahresringen zeigt durchweg Wurzelholzbau. (Vergl. auch M. ROSENTHAL, Über die Ausbildung der Jahresringe an der Grenze des Baumwuchses in den Alpen, 1904 und GOTHAN, Naturw. Wochenschr. 1904, Nr. 55, S. 872—874.) Ja selbst Äste zeigen diesen Bau unter geeigneten Bedingungen in durchaus typischer Ausprägung. An lang herab-hängenden Zweigen der Kiefer, die offenbar durch ihre widernatürliche Lage in ihrer Wachstumsintensität geschmälert wurden, wie schon die Enge der Jahresringe und die geringe Dicke beweist, zeigte sich das mit großer Deutlichkeit. Die Zweige (die ich durch die Freundlichkeit von Herrn

Forstmeister DÜESBERG in Gr.-Mützelburg (Pommern) erhielt) wuchsen zunächst nach oben und sanken dann mehr und mehr in die hängende Lage. Die innersten Jahresringe zeigen nun Astholzbau, die dann folgenden Stammholzbau, der überwiegend zahlreichere Rest Wurzelholzbau (Fig. 2). Es


Fig. 2.



GOTHAN phot.

Teil des Querschnitts durch einen Hängezweig von *Pinus silvestris* mit Wurzelholzbau in den äußeren Schichten. Vergr. 30 mal.

geht hieraus hervor, daß sich bloß auf Grund der Jahrringbeschaffenheit überhaupt keine Antwort auf die Frage, ob Wurzel- oder Stamm- oder Astholz, geben läßt.

Für die Araucariten ergibt sich also, daß die Tüpfelreihenzahl — ohne Kenntnis des Alters des Holzes und der Herkunft desselben (ob Ast-, Stamm- oder Wurzelholz) — diagnostisch in den meisten Fällen unbrauchbar ist.

II. Hoftüpfelgröße.

KRAUS (Beiträge zur Kenntnis fossiler Hölzer II 1886, S. 22) versuchte die Größe des Tüpfelhofes (vertikal gemessen) in die Diagnostik einzuführen; für die lebenden Araucarien ergeben sich

hier keine Unterschiede. Dagegen besitzt z. B. der Hoftüpfel von *Araucarites Tchihatcheffianus* GÖPP. fast konstant die geringe Höhe von 8—9 μ (nach den Präparaten im Arboretum fossile); auch STENZEL (1888, l. c. S. 36) gibt dieselbe Größe an. Bei der großen Konstanz einer so auffallenden Kleinheit ist dieselbe diagnostisch brauchbar. Ein Gleiches ist zu sagen von dem Unterschied zwischen MORGENROTH's (die foss. Pflanzenreste im Diluv. von KAMENZ, 1883, S. 38 u. 40) *Cordaïoxylon Credneri* (18,5 μ radial gemessen) und *C. Schenkii* (12 μ); dagegen ist der Unterschied zwischen seinem *C. Credneri* (18,5 μ) und *C. Brandlingii* (17,2 μ) zu minimal, um irgendwie diagnostische Bedeutung zu haben. Denn, wenn auch feststehen dürfte, daß die kleinen Hoftüpfel der Araucarienhölzer nicht so enormen Schwankungen unterliegen, wie die der Abietineen und ähnl., die nach KRAUS z. B. bei *Larix* im 1. Jahresring 14,7, im 90. 21,5 μ groß sind [bei den Bernsteinbäumen schwankt sie nach CONWENTZ (Monogr. d. balt. Bernsteinb. 1890 S. 41) zwischen einem Minimum von 13,3 und einem Maximum von 22,5 μ], so darf man natürlich nicht wieder in das Extrem verfallen, jeden kleinen Größenunterschied diagnostisch gebrauchen zu wollen, und dies hier um so weniger, als wir nach dem vorigen Abschnitt Wurzelholz und Stammholz nicht unterscheiden können.

Im Folgenden habe ich eine Tabelle von Hoftüpfelmessungen (verticaler; radiale Messung ist zu verwerfen) nach eigenen Untersuchungen und STENZEL (1888, l. c. p. 15) zusammengestellt; die Zahlen hinter den einzelnen Namen beziehen sich auf Schliffnummern von GÖPPERT's Arboretum fossile.

Araucarites keuperianus	bis	16 μ
» *cupreus* (60)	etwas	kleiner
» » (57)		12 μ
» *medullosus* (54)	bis	15 μ
» *saxonicus* (47)	meist	12 μ
» » (44)	»	12 μ
» *Schrollianus* (35)	ca.	14 μ

Araucarites	*carbonaceus*[1]	14 μ
»	*Brandlingii*	14 μ
»	*Tchihatcheffianus*	8—9 μ
»	*Rhodeanus* (29)	12—14 μ
»	*Beinertianus* (20)	12—14 μ
»	*Thannensis* (14)	14—16 μ
»	sp. von Buchau	12—15 μ
»	sp. von Erbstadt	12—15 μ
»	» » »	12 μ
Araucaria excelsa		9 μ
Araucaria imbricata		10—12 μ
Dammara australis		10—12 μ

Hiernach lässt sich nicht verkennen, dass manche Araucariten älterer Perioden höhere Hoftüpfel hatten als die lebenden. Die der jüngeren Formation nähern sich in dieser Beziehung den lebenden. Einige besitzen auffallend kleine Hoftüpfel, was wir schon von *Araucarites Tchihatcheffianus* sahen; ebenso scheint es mit *Dadoxylon Richteri* UNGER (Der verst. Wald von Kairo, 1858, S. 24, Fig. 6—8) zu sein, wenigstens, wenn man das in gleicher Vergrösserung darüberstehende *D. Rollei* damit vergleicht. Auch FELIX giebt (Studien üb. foss. Hölzer 1882, S. 81) von einem Holz aus Neu-Süd-Wales auffallend kleine Hoftüpfel an, leider ohne Maßangabe.

Jedenfalls sind die Hoftüpfelhöhen, wie wir sehen, in geeigneter Weise diagnostisch brauchbar.

III. Erhaltungszustände der Hoftüpfel.

Einer näheren Erörterung bedarf noch die Form des Hoftüpfels und des Porus, da diese durch Erhaltungszustände sehr oft so

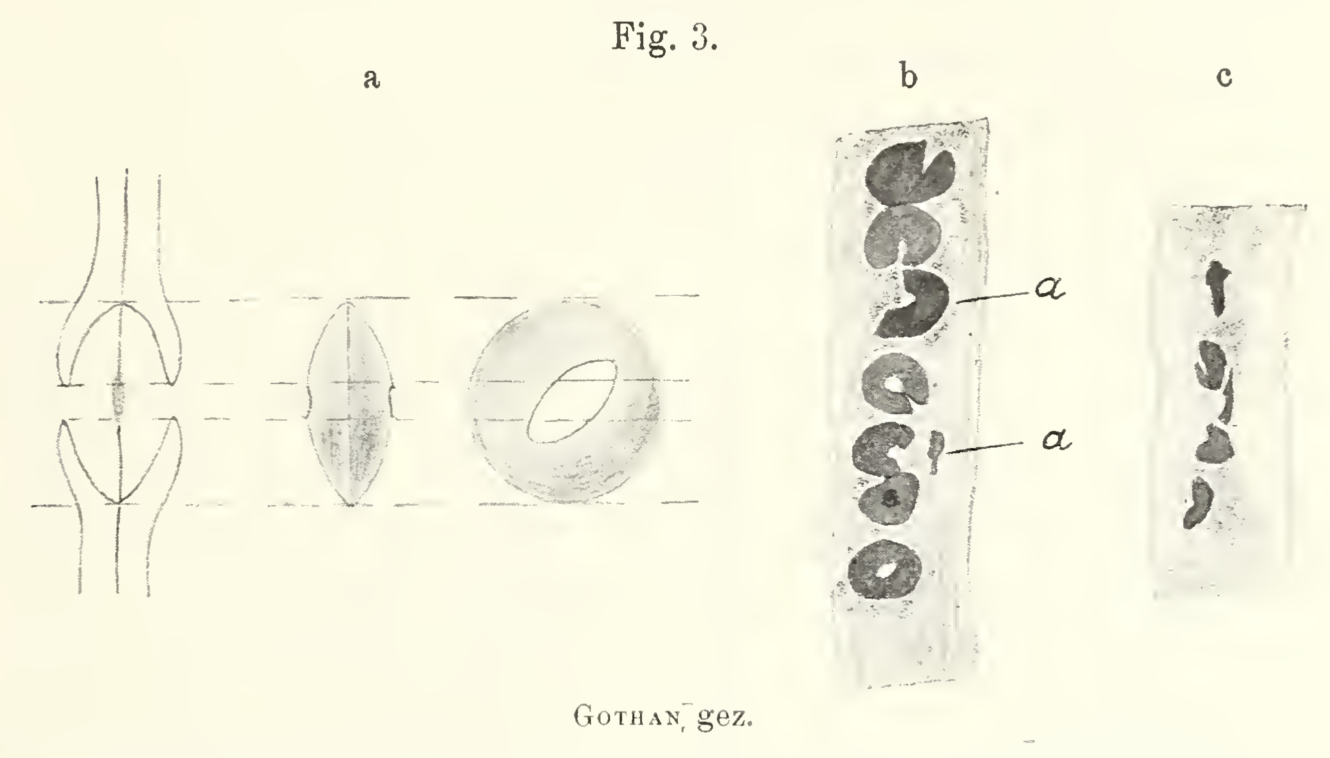
[1]) Bei Gelegenheit der Nennung dieser »Spezies« mag einmal besprochen werden, auf was für Merkmale GÖPPERT's Spezies sich oft gründen. Das Charakteristikum des *A. carbonaceus* (der, wie auch aus den Angaben STENZEL's (1888, S. 58) hervorgeht, wegen seines schlechten Erhaltungszustandes als unbestimmbar zu bezeichnen ist) besteht darin, daß er als Holzkohle in den Steinkohlenflötzen vorkommt (!). Auch STENZEL (l. c.) läßt ihn als Art bestehen.

verändert werden, daß ihre ursprüngliche Form nicht ohne Weiteres ersichtlich ist; es hängt dies mit dem Versteinerungsprozeß zusammen. Bekanntlich zeigt die das Zelllumen erfüllende Gesteinsmasse oft andre Färbung als die die Zellwände selbst versteinernde. Es rührt dies wohl von der zeitlichen Verschiedenheit der Ausfüllung der Lumina und der Versteinerung der Zellwände her, da in der das Versteinerungsmaterial führenden Flüssigkeit färbende Bestandteile jeweils in wechselnder Menge vorhanden sind. Diese Verhältnisse bedingen eine Reihe eigentümlicher Erhaltungszustände der Hoftüpfel.

Der Hohlraum, den die den Tüpfelhof bildenden Zellwandpartien umschließen, wird sich ebenso verhalten wie die größeren Zelllumina. In dem Tüpfelraum setzt sich wie in diesen die Versteinerungsmasse schichtenweise an den Wänden ab, hierbei die Innenform desselben zunächst in Gestalt zweier aufeinander gelegter Uhrgläschen darstellend (Fig. 3a, S. 23). Sehr schön zeigt dies ein *Cedroxylon (?)* aus einer Serie von Schliffen, die mir von Herrn Prof. STERZEL in Chemnitz freundl. zur Verfügung gestellt wurden, sowie der *Cordaïtes medullosus* GÖPPERT (Arboretum fossile), nach dem Fig. 3b und c gefertigt sind. Man sieht die schwarz gefärbten Tüpfelausgüsse (Fig. 3b), die im Tangentialschnitt wie kleine Schälchen mit einem »Loch« im Boden erscheinen (Fig. 3c). Sie sind vielfach zerbrochen (Fig. 3b bei a), die Oeffnung groß bis sehr klein. Hiernach scheint es, daß vom äußersten Rande des Hofraumes ausgehend, die dunkle Ausfüllungsmasse nach dem Zentrum der »Schale« zu anwuchs, hierbei eine bald große, bald kleinere »Öffnung« in der Mitte der Schale zurücklassend. Daß der »Porus« oder besser gesagt, die den Tüpfelkanal erfüllende Masse sehr oft, wie auch hier, sehr wenig gefärbt erscheint, hat wohl darin seinen Grund, daß diese Löcher bis zu ihrer Verstopfung Zirkulationswege für die Versteinerungsflüssigkeit bildeten, da ja in diesen die Flüssigkeit am längsten in Bewegung bleibt und dort erst relativ spät feste Substanz niedergeschlagen wird, zumal zunächst keine feste Wand da ist, wo diese haften könnte; aus demselben Grunde wird die versteinernde Masse sich an den äußersten Rändern des Tüpfelraumes, wo relativ größere Ruhe

in der Flüssigkeit herrscht, zunächst absetzen und je nach der Zeit, die bis zur Sistierung der Zirkulation vergeht, eine mehr oder weniger große runde oder elliptische »Öffnung« zurücklassen. Wie stark die Zirkulation der Flüssigkeit in den Hoftüpfeln gewesen sein muß, sieht man an der Auftreibung der infolge des Verwesungsprozesses aufgeweichten Membranen, wie

Fig. 3.



a: Idealer Hoftüpfelausguß eines Hoftüpfels mit schräg-elliptischen Porus.
b: Radiale Ansicht einer Hydrostereïde von *Araucarites medullosus* Göpp.
c: Desgl. tangentiale Ansicht. (b und c 390 ×).

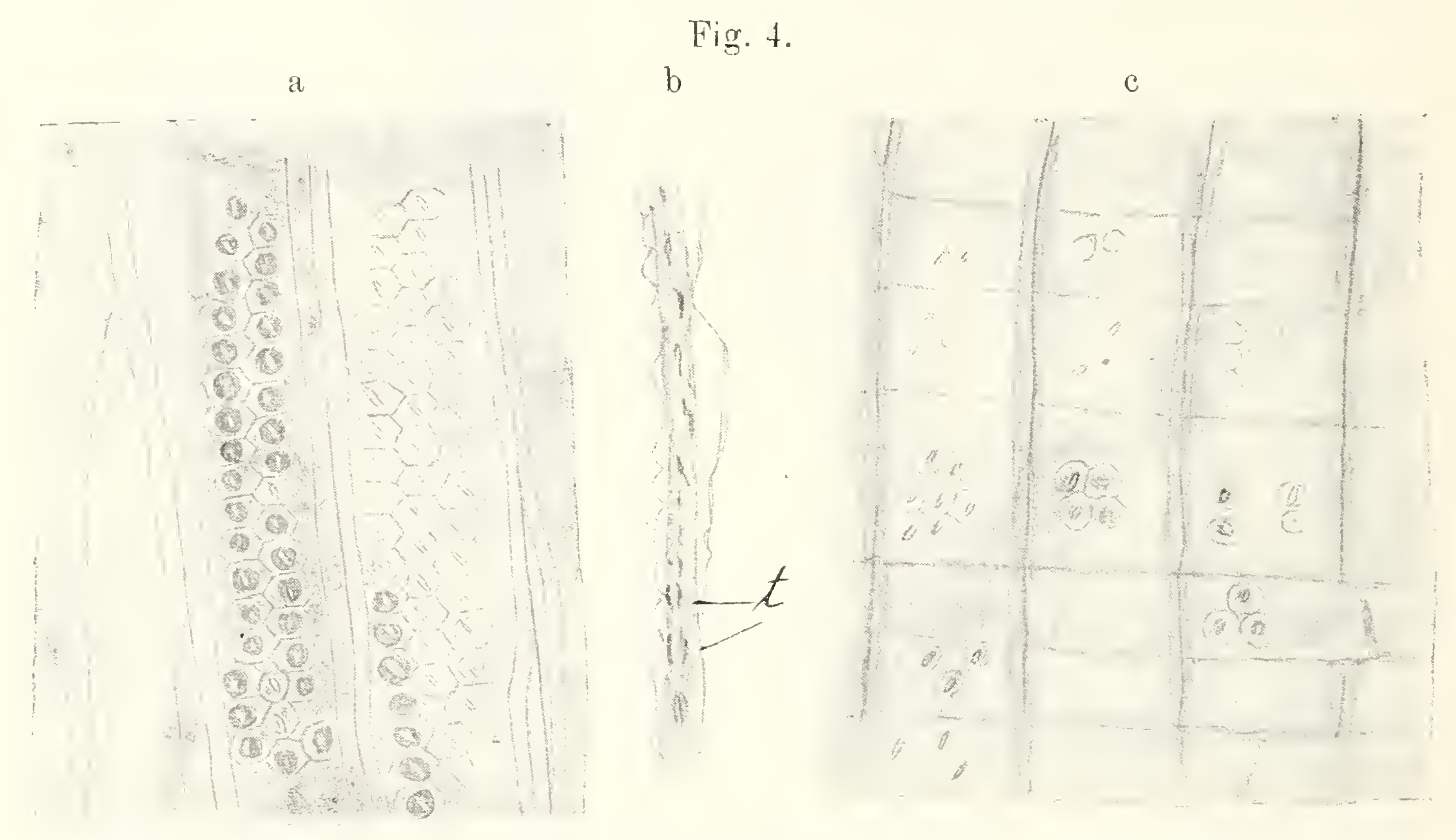
Fig. 4b zeigt; es muß diese Auftreibung erst ziemlich spät erfolgt sein, da sonst die »Tüpfelsteinkerne«, wie wir in der Folge die Ausfüllungen des Tüpfelhohlraumes nennen wollen, nicht ihre normale Form und Lage haben könnten (Fig. 4b bei t).

Man vermag demnach nach der sichtbaren Form der »Pori« über ihr ursprüngliches Aussehen nur mit Vorsicht zu urteilen; der größte Teil der paläozoischen Araucariten scheint stets schräg-elliptischen Porus besessen zu haben; *Artisia*-Holz mit rundlichen Pori ist nicht bekannt. Bei der erwähnten *Artisia* von Buchau ist der Porus oft auffällig horizontal gestellt, eine Erscheinung, die sich bemerkenswerter Weise sonst bei den Hoftüpfeln vieler *Cycadofilices (Calamopitys, Lyginodendron)* findet. Auf die Abbildungen der Autoren kann man sich in dieser Hinsicht meist gar nicht verlassen; die runden Pori, die Göppert von *Araucarites saxonicus*

(Permflora Taf. 55, Fig. 4) abbildet, sind sicher falsch, wie man sich an den Schliffen im Arboretum fossile leicht überzeugt. Die runden Pori, die er von *Araucarites Tchihatcheffianus* (in Voyage dans l'Altai orientale par P. de Tchihatcheff 1845, t. 34, Fig. 21) abbildet, hat er selbst korrigiert; unrichtig ist jedoch auch die zum Vergleich herbeigezogene Abbildung von *Araucaria Cunninghami* auf Taf. 35.

Auf diese Verhältnisse hat vor kurzem T. STERZEL (Ein ver-

Fig. 4.



a: Radialansicht eines *Dadoxylon* aus dem Rotliegenden von Chemnitz (Zeisigwald). (220 ×).

b: Aufgetriebene Zellmembranen mit eingelagerten Hoftüpfelsteinkernen von demselben Stück (390 ×).

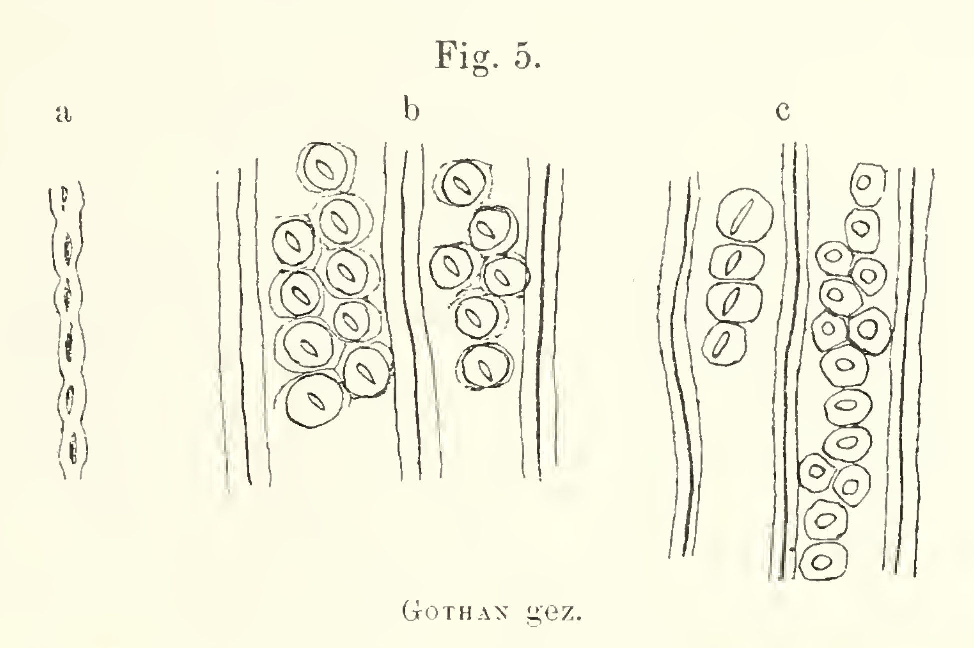
c: Radiale Ansicht eines Markstrahls von demselben Stück mit scheinbaren Hoftüpfeln (220 ×).

Original in der naturwissenschaftlichen Sammlung der Stadt Chemnitz.

kieselter Riesenbaum aus dem Rotliegenden von Chemnitz, XV. Bericht d. naturw. Ges. zu Chemnitz, 1900—1903, S. 23—42) hingewiesen; mir kam das Heft erst in die Hände, nachdem diese Zeilen längst geschrieben waren. Er fand (vergl. unsere Fig. 4a), wie am Schliff No. 47 des Arb. foss., innerhalb des Hoftüpfelumrisses eine schwarze rundliche Scheibe, innerhalb deren man den schlitzförmigen Porus sieht. Auch STERZEL ist, wie es scheint, der Ansicht, daß die

runden Pori hier als Erhaltungszustände aufzufassen sind. Öfters sieht man auch die schwarzen Scheibchen ohne sekundäre Umrisse. STERZEL meint nun, daß diese »Scheibchen« vielleicht Reste des »Torus« der Tüpfelschließhaut seien, und suchte dies damit zu erhärten, daß er (l. c. S. 37) angibt, beim Wegschleifen der Zellwand diesseits des Porus verschwände dieser, beim Weiterschleifen käme der Porus des Gegentüpfels zum Vorschein. Dieser Gedanke erscheint zunächst annehmbar, zumal bei fossilen Hölzern oft schon ein geringer Gehalt an organischer Substanz infolge Humifizierung Färbung hervorruft. STERZEL's Annahme ist je-

Fig. 5.



a: Hoftüpfelsteinkerne eines *Cedroxylon (?)* aus der naturwissenschaftlichen Sammlung der Stadt Chemnitz, Tangentialansicht (220 ×).
b: Runde Innenkontur der Hoftüpfel von *Agathis australis* (390 ×).
c: Angeschnittene Hoftüpfel von *Agathis australis* (220 ×).

doch aus mehreren Gründen nicht haltbar. Da bei den Schliffen, um die es sich handelt (ich habe solche infolge der Freundlichkeit des Autors einsehen können), die ganze Holzmasse — bis auf die Hoftüpfel — farblos versteint ist, wie soll man da annehmen können, wo von den dicken, verholzten Hydrostereiden nichts humifiziert erhalten ist, daß von dem dünnen Torus das der Fall ist? Ganz unwahrscheinlich wird jedoch diese Annahme durch den Umstand, daß bei vielen Hölzern auch die Markstrahltüpfel ganz ähnliche Erhaltung zeigen, wo natürlich von der Wirksamkeit eines Torus gar keine Rede sein kann. Fig. 4c und Fig. 6a zeigen deutlich die Tüpfelsteinkerne, die stellenweise herausge-

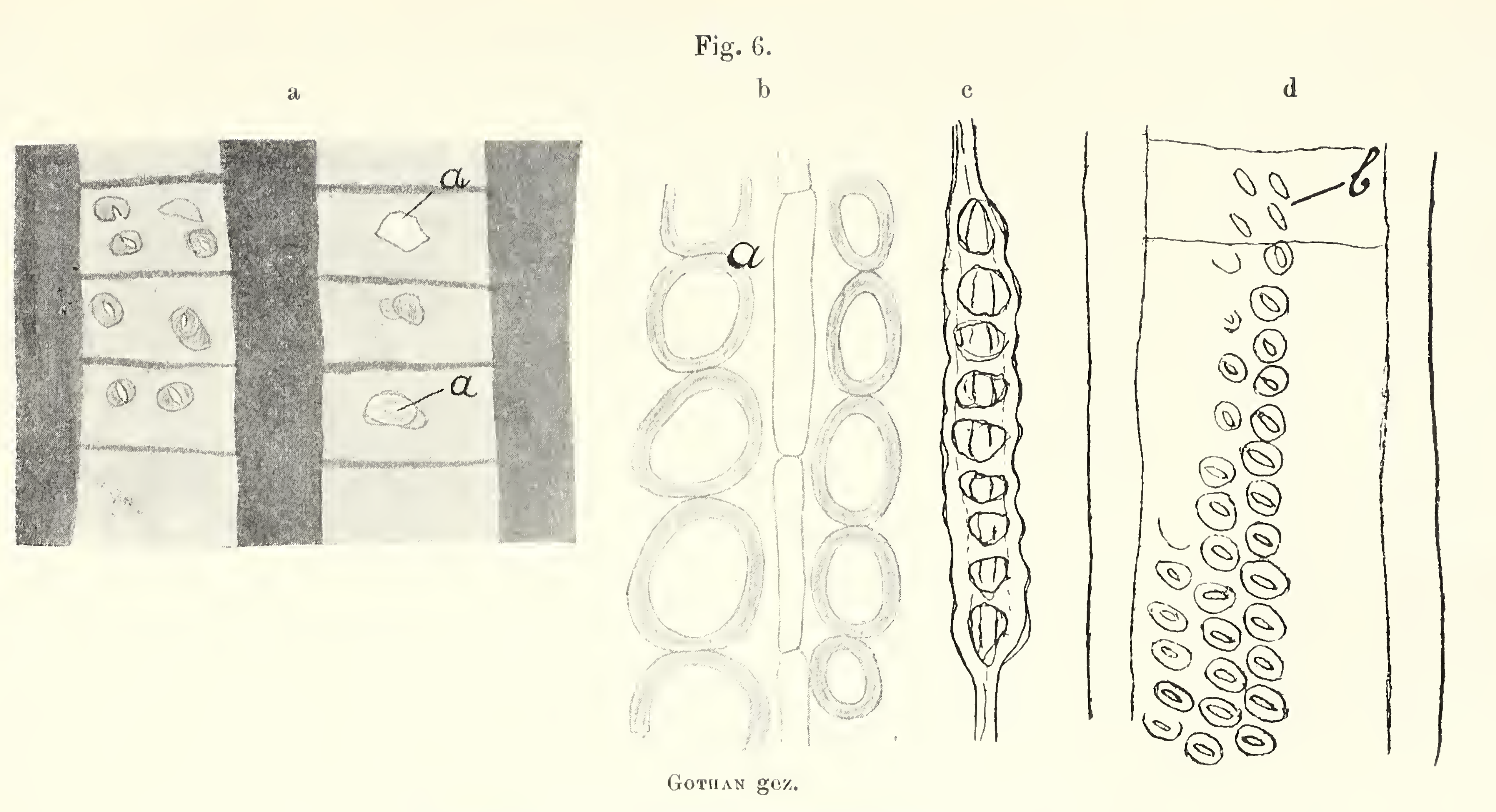
schliffen sind (Fig. 6a bei a) und den Schlitz [Vergleiche auch die Figur von G. STENZEL (Breslau) Taf. I Fig. 8, 1888]. Allein befriedigend ist auch hier nur die Annahme von Tüpfelsteinkernbildung. Das auf S. 22 erwähnte *Cedroxylon*, das bei den größeren Dimensionen der Hoftüpfel eine bequeme Beobachtung dieser Verhältnisse zuläßt, zeigt im Tangentialschnitt die Tüpfelhohlräume vollständig von den Steinkernen ausgefüllt (Fig. 5a). —

Ebenso, wie bei den lebenden Araucarien-Hölzern ein teilweiser Anschnitt des Hoftüpfels einen großen runden Porus erzeugt (Fig. 5b von *Dammara australis*), kann natürlich auch bei fossilen durch Anschleifen der Tüpfelwand ein solcher erzeugt werden; seine Inconstanz läßt indeß das wahre Verhältnis bald erkennen.

Häufig beobachtet man an den Hoftüpfeln »Schwunderscheinungen«. Man findet öfters an demselben Schliff alle Übergänge von der vollkommensten bis zur unvollkommensten Erhaltung; bald sind die Tüpfel nur halb so groß wie die wirklichen, bald ist selbst nur der Porus sichtbar, der dann mit Markstrahltüpfeln verwechselt werden kann (Fig. 6d bei b). Zum großen Teil wird schiefer Anschliff der Zellwand die Ursache dieses Verhaltens sein; wo diese Erklärung nicht ausreicht, kann es sich vielleicht um eine Nichtversteinerung der Zellwandstruktur oder um nachträgliche Wiederauflösung etwa schon fertiger Tüpfelsteinkerne handeln. Daß diese wirklich schon fertig gebildet sein können, wo die übrige Holzmasse noch weich und plastisch war, läßt der schon S. 22 erwähnte *Araucarites medullosus* erkennen; bei diesem finden sich die Tüpfelsteinkerne nur auf wenigen Zellwänden, was für ein Cordaitenholz sehr merkwürdig ist, und zudem sind sie, wenn auch vielleicht nur wenig, transportiert und zerkleinert worden, was bei einer nicht plastisch-weichen Umhüllungsmasse unverständlich wäre. Bei dem Transport ist ein Teil davon wieder aufgelöst oder aufgearbeitet worden, wodurch das so zerstreute Vorkommen der Hoftüpfel seine Erklärung findet.

Die oft rein runde Form der äußeren Hoftüpfelkonturen fossiler Araucariten hängt gleichfalls mit dieser Steinkernbildung zusammen. Sucht man sich nämlich auf einem Radialschnitt z. B.

Fig. 6.



Gothan gez.

Dadoxylon sp. von Buchau, Niederschlesien (S. B.[1]).

a: Radiale Ansicht eines Markstrahls mit scheinbaren Hoftüpfeln, bei a die Steinkerne herausgeschliffen (390 ×).
b: Querschnitt (220 ×).
c: Tangentiale Ansicht eines Markstrahls (220 ×).
d: Radialansicht einer Hydrostereïde mit »verschieden großen« Hoftüpfeln (390 ×).

von *Agathis australis* Hoftüpfel heraus, die grade radial längs-halbiert sind (diese sind leicht daran zu erkennen, daß der den andern kreuzende Porus des Gegentüpfels fehlt), so sieht man, besonders leicht, wenn die noch vorhandene Tüpfelhälfte nach unten liegt, daß die Innenkontur desselben rundlich ist, nicht polygonal (Fig. 5 b). Ein Ausguß dieser Form wird natürlich ebenfalls rundlich sein. Ist die Außenkontur der Hoftüpfel nun nicht mehr vorhanden, so wird man nur die Steinkerne sehen und geneigt sein, diese für die Hoftüpfel selbst zu halten.

Hieraus folgt nun weiter, daß man bei Maßangaben über die Hoftüpfel vorsichtig sein muß. Wenn nun auch bei araucarioiden Hölzern bei der stets gedrängten Tüpfelstellung und leichten Rekonstruierbarkeit etwa nicht mehr sichtbarer Tüpfelkonturen ein Fehler nur in untergeordneter Weise gemacht werden kann, so ist die Gefahr um so größer bei Hölzern mit zerstreuten Tüpfeln, wenn Steinkernbildung vorliegt, über deren Vorhandensein in der Regel am besten der Tangentialschnitt Auskunft gibt (Fig. 5 a). Steinkernbildung und Erhaltung der vollen Membranskulptur kommen natürlich auch kombiniert vor (Fig. 4 a); bei Hölzern mit nicht polygonalem Tüpfelumriß ist die Erscheinung lange nicht so auffallend; ihre Wahrnehmbarkeit hat natürlich immer hervortretende Andersfärbung oder Andersbeschaffenheit der Tüpfelausfüllungsmasse gegenüber dem Gesamtversteinerungsmaterial zur Voraussetzung.

Am Schlusse dieses Kapitels sei noch darauf hingewiesen, daß gewisse araucarioid getüpfelte Stämme des Paläozoikums, wie *Calamopitys* Ung., sich ohne Kenntnis der markständigen oder das Sekundärholz durchlaufenden Gefäßbündel von cordaioxyloid getüpfelten Araucariten nicht oder kaum unterscheiden lassen; ich habe hierbei die *Calamopitys fascicularis* Scott im Auge (1900 t. III, 4, 5; IV, 6), wogegen *C. Beinertiana* Scott[1]) durch ihre Markstrahlbeschaffenheit hinreichend charakterisiert ist.

---

[1]) Es ist indeß zu bemerken, daß nicht alles, was Göppert unter seinem *Araucarites Beinertianus* begriff, mit der Scottschen *Calamopitys*-Art identisch ist.

Ziehen wir nun aus allem über die Verhältnisse der Hoftüpfel Gesagten das für die Diagnostik Wichtige heraus, so erhalten wir folgende Resultate:

1. Alle araucarioiden fossilen Hölzer sind mit *Dadoxylon* zu bezeichnen.

2. Unterscheidbar bleiben 2 Gruppen, die jedoch nicht zu einer Zweiteilung in *Dadoxylon* und *Cordaioxylon* im Sinne von Felix berechtigen, indem der Holzbau der Cordaiten sich aus beiden Gruppen rekrutiert:

a) Hölzer mit gänzlicher Bedeckung der Radialzellwand durch die Hoftüpfel;

b) Hölzer mit nur teilweiser Bedeckung der Radialwand durch die Hoftüpfel.

3. Die Reihenzahl der Hoftüpfel ist ohne Kenntnis des Alters und der Herkunft des Holzstücks zur Unterscheidung unbrauchbar, wobei — infolge der meist überaus schlechten Jahrringausbildung — besonders die Unmöglichkeit ins Gewicht fällt, Stamm- und Wurzelregion zu erkennen.

4. Araucariten mit rein runden Hoftüpfelkonturen gibt es nicht; es sind dies Erhaltungszustände (Hoftüpfelsteinkerne); runde Hoftüpfelpori sind bei paläozoischen Typen seltener. Bei der Beurteilung ihrer Form ist wiederum wegen der häufigen modifizierenden Erhaltungszustände Vorsicht nötig. Manche, namentlich paläozoische Hölzer, zeigen, wie manche *Cycadofilices*, auffällig horizontalstehende Pori.

5. Die Größe (d. h. Höhe) der Hoftüpfel ist manchmal diagnostisch brauchbar.

In folgender Tabelle sind die Unterschiede übersichtlich zusammengestellt, und einige charakterisierende, bekannte »Spezies«, die die betreffenden Eigentümlichkeiten zeigen, genannt.

A. Hoftüpfel die Radialwand ganz bedeckend, meist vielreihig (1—4).

I. Hoftüpfel von gewöhnlichem Ausmaß (12 μ und mehr) z. B. *Dadoxylon Brandlingii* Lindl. und Hutt. sp.

II. Hoftüpfel ungewöhnlich klein (kaum über 9 μ hoch) z. B. *Tchihatcheffianum* GÖPP sp. (ob auch *Dadoxylon Richteri* UNG.?)

B. Hoftüpfel die R. nicht ganz bedeckend.

I. Hoftüpfel von gewöhnlichem Ausmaß (bis 12 μ und mehr); die Reihenzahl ist meist gering; bei manchen auffallend oft runder Porus; z. B. *Dadoxylon Rhodeanum* GÖPP. sp. und viele andere.

II. Hoftüpfel auffällig klein (ob *Dadoxylon angustum* FELIX sp.?)

?III. Hoftüpfel zwischen I und II die Mitte haltend? Lebende (und geologisch jüngere?) Formen.

III. Die Markstrahlen.

a) Allgemeines.

Bei den lebenden Araucariten bieten die Markstrahlen keinerlei Unterschiede. Sie sind stets einreihig (unter »Reihigkeit« ist die Zahl der Zellen neben einander, und »Stöckigkeit« die Zahl derselben übereinander zu verstehen), selten (in älterem Holz) eine Zelle hoch zweireihig; die Markstrahlen dann nur unwesentlich verbreitert. Sie sind relativ niedrig; über 15-stöckige kommen selten vor, häufig sind ca. 7-stöckige, in älterem Holz sind 10-stöckige garnicht selten. (Diese Angaben sind insofern mit Reserve aufzunehmen, als die Untersuchung ganz alter Araucarienstämme noch aussteht (cf. S. 14).) Obwohl diese Zahlen, wie im allgemeinen, je nach dem Alter der Bäume erheblichen Schwankungen unterliegen[1], so scheinen diese bei den Araucarien doch nicht einen so hohen Grad zu erreichen. ESSNER (diagnostischer Wert der Anzahl und Höhe d. Markstrahlen b. d. Coniferen 1882, S. 33) hat keinen über 10 Stock hohen Markstrahl gesehen, KLEEBERG l. c. gibt bis 15-stöckige an; das Höchste, was ich sah, waren 17 Stock (an *Araucaria Cunninghami* im Arboretum fossile).

---

[1]) Als Beispiel diene *Sequoia gigantea*, für die BEUST (Fossile Hölzer aus Grönland, 1884, Tabelle III) 1—12 (meist 5—9), KLEEBERG (Die Markstrahlen d. Conif. Bot. Ztg. 1885 S. 673 seq.) bis 20-stöckige angibt; MERCKLIN (Paläodendr. ross. 1850, S 71) gibt an einem 1000-jährigen Stamm bis 35-stöckige an.

So dürfen wir wohl annehmen, daß so hohe Markstrahlen wie bei fossilen — namentlich paläozoischen — Hölzern vorkommen, den lebenden Typen fremd sind; für Markstrahlhöhen, wie 30—50-stöckig und noch mehr, dürfen wir das wohl mit Sicherheit behaupten.

Eine weitere Eigentümlichkeit der fossilen Hölzer — wiederum namentlich der paläozoischen — ist die hervorstechende Neigung zur Mehrreihigkeit in den Markstrahlen, die bei den jetzt lebenden Formen etwas Außergewöhnliches ist. Wenn auch sicher ist, daß die meisten Araucariten der Hoftüpfelgruppe A (S. 29) mit vielreihigen Markstrahlen zu Calamiten (?) oder mehr noch zu *Cycadofilices* (*Pitys* WITHAM, *Pissadendron* ENDL., *Paläoxylon* BRONGN.) gehören, so ist doch eine Grenze zwischen diesen und den Araucariten, wie wir gleich sehen werden, schwer zu ziehen, umsomehr, da die *Cycadofilices* (*Calamopitys fascicularis* SCOTT) hin und wieder auch nur 1- bis 2-reihige Markstrahlen besitzen.

Die Mehrreihigkeit der Markstrahlen geht in der Regel bei den Araucariten nicht über zwei Reihen hinaus, erstreckt sich aber häufig über einen beträchtlichen Teil des ganzen Markstrahls. DAWSONS *Dadoxylon Ouangondianum* (foss. Plants of the Canadian and upper Silurian Formations of Canada, 1871, S. 12), das *Artisia*-Mark besitzt und nicht einmal von einem alten Baum stammen kann, hat indes auch 3-reihige Markstrahlen. Solche mit ? gibt ferner STERZEL (Flora des Rotliegenden im Plauenschen Grunde, 1893, S. 133) an; dieselben zeigt auch ein Schliff aus GÖPPERT's Arboretum fossile No. 45 (*Araucarites Saxonicus* GÖPP.), obwohl dieser in der Permflora (1864, S. 215) für diese »Art« nur »radii medullares uniseriales« angibt! Ein weiteres Beispiel liefert noch MORGENROTH's *Cordaioxylon compactum* (1883, S. 39). Mit der Dreireihigkeit scheint für die Cordaiten und Araucariten die Grenze erreicht zu sein, wenigstens kennt man kein solches Holz, das mehr Markstrahlreihen besäße.

Angesichts so vieler Uebergänge ist es naturgemäß sehr schwer, eine Grenze zwischen den Einzelfällen zu ziehen; man wird gut tun, sich auf den Boden einer Art Konvention zu stellen, wie man das auch sonst tut, um gewisse Formen im

Extrem und Mittel festzuhalten. Bei der Zuweisung zu den nachfolgend zusammengestellten drei Typen hat man sich vorerst möglichst über das Alter des vorliegenden Holzstücks zu orientieren, worüber man bei kleineren Bruchstücken häufig durch den Grad der Krümmung der »Jahresringe« oder konzentrischen Zonen, ferner durch den Grad der Konvergenz der Markstrahlen (cf. S. 19) einigermaßen Auskunft erhält. Man könnte so unterscheiden:

I. Hölzer mit nur einreihigen, meist niedrigen Markstrahlen; Zweireihigkeit jedenfalls außergewöhnlich.

II. Hölzer mit z. T. recht hohen Markstrahlen; Zweireihigkeit derselben hervorstechend.

III. Hölzer mit häufig (?) auch dreireihigen Markstrahlen, ein einzelner solcher sporadisch auftretender dürfte kaum unterscheidenden Wert haben.

b) Markstrahlzellform.

Die Höhe der Markstrahlzellen, seltener an sich als im Vergleich mit der Breite (im Tangentialschnitt gesehen), ergibt manchmal diagnostisch recht Brauchbares, wie das Folgende lehrt.

	Höhe einer Markstrahlzelle in μ.
1. Lebende Typen (*Araucaria* und *Agathis*) . .	20—26.
Aus dem Arboretum fossile (die Zahlen hinter den Namen = Schliffnummern):	
2. *Araucarites Beinertianus* (20)	28—60[1]).
3. *Araucarites Bein. β Thannensis*	25—28.
4. *A. Tchihatcheffianus* (23)	bis 30 (Zerrung?)
5. *A. Brandlingii* (26)	ca. 25.
6. *A. Rhodeanus* (29)	20—24.
7. *A. Schrollianus* (35)	24—28.
8. *A. Saxonicus* (47)	ca. 20—26.
9. *A. cupreus* (57)	ca. 20—26.
10. *A. keuperianus* (63)	ca. 20—26.
11. *A.* sp. von Erbstadt (Wetterau, Rotlieg.) .	ca. 28.

[1]) Diese grossen Markstrahlzellen zeichnen *Calamopitys beinertiana* (Göpp.) Scott aus; der von Göppert als Subspecies davon betrachtete *A. Thannensis* hat mit *Beinertianus* gar nichts gemein (S. 28).

Die Differenzen bleiben im Allgemeinen, wie man sieht, völlig innerhalb der Grenzen, die sich durch das verschiedene Alter und die verschiedene Herkunft des Holzes (aus Wurzel, Stamm und Ästen) ergeben. Die Höhenmessungen stellt man am besten am Radialschliff an, wo man Täuschungen, die durch Zerrung der Zellwände entstehen, am besten erkennen kann.

Weiterhin ist die Form der Markstrahlzellen im Querschnitt diagnostisch brauchbar, zu deren Beobachtung man den Tangentialschnitt betrachtet. Auch hier ist die *Calamopitys beinertiana* SCOTT durch ihre plumpen, sehr grossen Markstrahlzellen sehr leicht kenntlich. Von andern Hölzern besitzen die Markstrahlzellen der lebenden Araucarien ca. 20—25 μ Breite, sind daher fast isodiametrisch, ähnlich wie die von *Ginkgo* (S. 57) sowie *Cunninghamia*; der *Araucarites* sp. von Erbstadt (Nr. 11, S. 32) hat solche von 16—20 μ Breite bei 28 μ Höhe, die darum ein ganz anderes Bild ergeben. Die schmalsten Zellen fand ich bei einem Araucariten aus Deutsch-Süd-West-Afrika, nämlich nur ca. 8 μ (!), bei 25 μ Höhe; vielleicht ist dieser mit *Dadoxylon angustum* FELIX sp. (1881, S. 81) aus Neu-Süd-Wales ident, der dieses nach den auffallend schmalen Markstrahlzellen benannt hat.

Bei der Wichtigkeit, die dieses bequeme Merkmal besitzt, muß wieder auf einige Erhaltungszustände hingewiesen werden, die zu Täuschungen über die Form des Markstrahlquerschnitts Veranlassung geben können.

An Schliffen eines von Buchau in Schlesien stammenden Holzes (cf. S. 27) zeigten die Markstrahlzellen eine vertikal zusammengedrückte bis isodiametrische Form, die jedoch weiter nichts als ein Erhaltungszustand war. Über diesen klärte jedoch zunächst nicht der Tangentialschnitt, sondern der Querschnitt auf. An diesem bemerkt man nämlich (Fig. 6b bei a), daß die dicken Holzzellwände von den eigentlichen Markstrahlzellwänden wie weggezerrt erscheinen, wodurch die Zellwände der markstrahlanliegenden Hydrostereiden weiter von einander entfernt scheinen, als sie in Wahrheit waren. Sieht man sich nun hieraufhin den Tangentialschnitt an (Fig. 6c), so erkennt man bei genauem Hinsehen, daß innerhalb der »Markstrahlzellen« vielfach je zwei sehr feine »Querwände« (in der Figur

übertrieben dick gezeichnet) von oben nach unten verlaufen. Sie entsprechen den auch auf dem Querschnitt sichtbaren wirklichen Markstrahlzellwänden[1]). Die Isodiametrie des Markstrahlzellquerschnitts ist also lediglich Erhaltungszustand, hervorgerufen durch teilweise Lockerung des Zellzusammenhangs vor Eintreten der Versteinerung.

c) Die Markstrahltüpfel.

Ein wichtiges Merkmal geben ferner die sogenannten Markstrahltüpfel her, die ja überhaupt bei den Coniferenhölzern eines der wichtigsten Diagnostica bilden. Man sieht von ihnen bei oberflächlichem Hinsehen nur den schräg elliptischen Porus, der von einem rundlichen, weniger deutlichen Hof umgeben ist. Die Tüpfel stehen zu mehreren unregelmäßig, aber gedrängt (wie bei *Ginkgo*, S. 58) auf dem Kreuzungsfeld, je nach dem vorhandenen Platz zu 4—11, selbst noch mehr.

Für die fossilen Hölzer, bei denen die Verhältnisse im Ganzen ebenso liegen, muß hierbei leider gleich bemerkt werden, daß die Markstrahltüpfel hier in nur zu vielen Fällen nicht mehr erkannt werden können, und vielen darüber in der Literatur gebenden Angaben muß man a priori skeptisch gegenüberstehen.

Wenn man einen — wie es scheint, durchaus berechtigten —

---

[1]) Anm. So schwer es auch vorstellbar erscheint, wie sich die zarten Markstrahlzellwände so gut erhalten konnten, wo nicht einmal die widerstandsfähigen Holzzellwände einwandfrei konserviert sind, so läßt doch der Befund keinen Zweifel an der Tatsache. Vielleicht haben wir hier Ähnliches vor uns, wie G. Stenzel (*Rhizodendron oppoliense*, 1886, S. 7) von den Luftwurzeln eines fossilen Baumfarns berichtet. Bei diesen ist nämlich die innere Sclerenchymschicht der Rinde sehr häufig zerstört, während Epidermis und Parenchym erhalten sind. Er versucht dies so zu erklären, daß er annimmt, die zwar zarten, aber leicht durchtränkbaren Parenchymzellen wären bereits von der Versteinerungssubstanz durchdrungen gewesen, als die zwar festen, aber schwierig imbibierbaren Bastzellen der Durchtränkung noch widerstanden; diese seien daher der Verwesung anheimgefallen. Ein besseres Licht noch hierauf scheint mir die Erhaltung von Geweberesten in Torflagern zu werfen (vergl. auch Früh, Jahrb. d. geolog. Reichsanstalt in Wien, 1885, S. 696, 706 u. a.). Man findet hier häufig farblose, z. T. verkieselte Epidermen und Parenchymfetzen, während Hydroiden von Farnen, Coniferen u. s. w. in eine dunkelbraune Masse umgewandelt sind (»ulmificiert« Früh), ein Befund, der mit Stenzel's Annahme durchaus stimmt.

Analogieschluß von den lebenden Araucariten auf die fossilen machen darf, so kann man die Behauptung der Autoren, die »Hoftüpfel« als Markstrahltüpfel angeben, als irrtümlich bezeichnen. Die Markstrahltüpfel gehören hier allein der Hydrostereidenwand an[1]); sie bilden in derselben einen sich nach der Markstrahlzellwand hin erweiternden Kanal, der durch jene abgeschlossen wird, die Markstrahlzellwand aber ist ungetüpfelt. Die Erweiterung des Kanals läßt die »Behöfung« entstehen, die auch bei den Markstrahltüpfeln vieler anderer Hölzer (*Ginkgo*, Podocarpen, Cupressineen u. s. w.) sichtbar ist. In diesem Sinne kann man nun auch hier von »behöften« Markstrahltüpfeln sprechen, ohne daß natürlich von wirklichen Hoftüpfeln die Rede sein könnte; wären diese wirklich vorhanden, so hätten wir Araucariten mit Quertracheiden, eine Tatsache, die mit den Verhältnissen bei den lebenden Coniferen in gar keinem Einklang stehen würde, da Quertracheiden nur bei Abietineen, und bei diesen scheinbar um so ausgeprägter vorkommen, je moderner die Typen sind.

Der Grund für die Angaben der Autoren ist wohl darin zu suchen, daß die Tüpfelsteinkernbildung (S. 23) — wie nach der Structur nicht anders zu erwarten — auch bei den Markstrahltüpfeln vorkommt (S. 25); diese Steinkerne sehen aber dann (Fig. 6a) — namentlich, wenn, wie bei manchen Hölzern, die Markstrahltüpfel nicht allzuviel kleiner als die Hoftüpfel sind — äußerlich Hoftüpfeln sehr ähnlich und es gehört manchmal geübte Beobachtung dazu, sie von durchscheinenden Hoftüpfeln zu unterscheiden (vergl. auch SCHENK l. c. S. 243). Sehr schön sieht man diese Verhältnisse auch an einem Schliff eines Araucariten aus dem naturwissenschaftlichen Museum der Stadt Chemnitz (von Herrn Prof. STERZEL freundlichst übersandt), (Figur 4c) und anderen, z. B. Figur 6a; bei dieser ist an manchen Stellen der Steinkern herausgeschliffen, dabei ein rundes Loch hinterlassend (vergl. hierzu auch STENZEL's Fig. 8 (1886) auf Taf. I von *Araucarites Than-*

[1]) Immer scheint das nicht der Fall zu sein, so z. B. nicht bei den Hölzern mit Abietineen-Tüpfelung (cf. S. 43), für die es auch SCHENK (Paläophytologie, S. 862, 866), abbildet, seine Abbildung von *Cephalotaxus* (l. c. S. 867) ist jedoch in dieser Beziehung unrichtig. Die ganze Frage bedarf einer Neuuntersuchung.

nensis und Taf. X, Fig. 76 von *A. cupreus*; auch an den Schliffen im Arbor. foss. kann man dasselbe ganz gut wahrnehmen). Auf einer ähnlichen Täuschung wird wohl auch PENHALLOW's Angabe (Transact. and Proc. Royal Soc. of Canada, 1900, S. 67) beruhen, der das betreffende Stück nicht einmal abbildet.

Einige — namentlich palaeozoische (ob nur solche?) — zeigen eine auffällig geringe Anzahl von Markstrahltüpfeln pro Kreuzungsfeld, meist nur 1—2, die dann ± in der Mitte des Feldes stehen. Dieser Umstand bietet ein sehr brauchbares Diagnosticum; nach den in der Literatur befindlichen Abbildungen gehören zu diesem Typus u. a.: *Araucarites Thannensis* GÖPP. (STENZEL, 1888, Taf. I, 8), *A. cupreus* GÖPP. (ibid., Taf. X, 76); *Dadoxylon Vogesiacum* UNGER (in: KÖCHLIN, SCHLUMBERGER und SCHIMPER, 1862, Taf. XXX, Fig. A 1), wohl auch *Araucarioxylon Heerii* BEUST (1884, Taf. I, Fig. 3), letzteres an sekundärer Lagerstätte im Tertiär Grönlands. Ein in S. B.[1] befindliches Holz aus dem Zwickauer Carbon gehört gleichfalls hierher; alle die eben genannten Hölzer zeigen auch eine auffallend geringe Anzahl von Hoftüpfelreihen und z. T. runde Hoftüpfelpori; sie bilden so eine gut umgrenzte Gruppe.

Bei andern (wohl den meisten) nähert sich die Markstrahltüpfelzahl den heutigen Verhältnissen an; so zahlreiche Markstrahltüpfel, wie STENZEL (1888, Taf. V, 50) von *Araucarites Tchihatcheffianus* GÖPP. abbildet, kann man an den Schliffen im Arboretum nicht sehen. Es zeigen sich zwar an verschiedenen Stellen ähnliche Bilder, man kann sich jedoch nicht von der Markstrahltüpfelnatur dieser »Tüpfel« überzeugen; vielmehr scheinen diese die Pori von angeschliffenen Hoftüpfeln zu sein, deren rundliches Aussehen eben dieser partiellen Anschleifung ihrem Ursprung verdankt.

IV. Kritisches über verschiedene andere Diagnostica der Autoren.

GÜRICH (Zeitschr. d. D. geol. Ges. 1885 S. 433—440) versuchte, das Längenverhältnis der Markstrahlzellenlänge zum radialen Holzzellendurchmesser diagnostisch zu verwerten, ein Verfahren, über das Ähnliches zu sagen ist wie über den verfehlten Versuch

THEODOR HARTIG's (Bot. Ztg. 1848, 7. Stck. seq., vergl. S. 5, 6) der das Verhältnis des Querschnitts der Holzparenchymzellen zur Länge derselben diagnostisch verwenden wollte. Bezeichnend für den Wert der von GÜRICH auf sein Merkmal gegründeten »Spezies« (*Araucarioxylon armeniacum* GÜRICH) ist der Umstand, daß nicht einmal die Hydrostereiden-Hoftüpfel wegen des schlechten Erhaltungszustandes deutlich zu erblicken waren (!).

An dieser Stelle sei auch der Versuch STENZELs (Nachträge zur Kenntnis der Koniferenhölzer etc. 1888, S. 15) erwähnt, der das Verhältnis der Hoftüpfelhöhe zur Markstrahlzellhöhe als Merkmal benutzen möchte. Selbst wenn sich bei näherer Untersuchung herausstellen sollte, daß die Hoftüpfelhöhe in konstantem Verhältnis mit der Höhe der Markstrahlzelle wächst (wozu sehr umständliche Untersuchungen erforderlich wären), scheint das Resultat einer solchen Arbeit in keinem Verhältnis zu der aufgewandten Mühe zu stehen, zumal diejenigen Typen, die sich nach STENZEL's Tabelle (l. c. S. 15) besonders herausheben würden, auch ohnedies ausreichend charakterisiert sind.

Von CASPARY (Über einige fossile Hölzer Preußens, Abhandl. der Königl. geol. Landesanstalt 1889, S. 81, T. XIV, Fig. 20, bearbeitet von TRIEBEL) ist auf Grund des Vorhandenseins von sehr spärlichem und zerstreutem Holzparenchym eine besondere »Gattung« *Araucariopsis* aufgestellt worden. Obwohl in der Regel beim lebenden und fossilen Araucaritenholz das Harzparenchym fehlt, kann es doch offenbar hin und wieder vorkommen, ohne daß besonderer Wert darauf zu legen ist. Ich habe allerdings noch bei keinem Araucariten solches gesehen, dagegen SCHENK (1890 S. 857) hat es beobachtet und beseitigt mit Recht die Gattung. Das nach des Autoren eigener Angabe nur sehr sporadisch vorkommende Parenchym dürfte kaum spezifisch unterscheidend brauchbar sein.

Schließlich noch einige Worte über *Pinites latiporosus* CRAMER, ein jurassisches Holz von sehr merkwürdigem Bau, das am besten bis auf Weiteres hier besprochen wird. Es zeichnet sich durch große Markstrahleiporen und sehr große Hoftüpfel aus (wie sie etwa im Wurzelholz von Abietineen u. a. vorkommen), die einreihig stehen und sich infolge dichter Stellung ständig unten und

oben stark abplatten. Aus diesem Grund ist das Holz von KRAUS und SCHENK als *Araucarioxylon* bezeichnet worden. Die Abplattung der Hoftüpfel ist aber auch alles, was an dem Holz araucarioid ist. Ich habe durch die Freundlichkeit der Herren Proff. NATHORST und CONWENTZ das CRAMER'sche Originalstück erhalten, und die davon entnommenen Schliffe zeigten die Richtigkeit der Angaben und Zeichnungen CRAMER's (in HEER's Flora fossilis arctica, 1868, S. 176, Taf. 40), zugleich aber auch, daß das von CONWENTZ 1882 als *Araucarioxylon latiporosum* bestimmte Holz nicht mit dem CRAMER'schen identisch ist, worüber an anderer Stelle mehr. Jedenfalls ist zu sagen, daß die Beschaffenheit der Markstrahltüpfel, die enorme Größe der Hoftüpfel und die sich nie kreuzenden Pori die Meinung CRAMER's, der es als *Pinites* bestimmte (SCHRÖTER bezeichnete es später näher als *Cedroxylon*), weit eher gerechtfertigt erscheinen läßt als die Ansicht von KRAUS und SCHENK. In Wirklichkeit ist die Struktur dieses Holzes unter den lebenden und fossilen Gymnospermenhölzern ohne Analogon, am ehesten ist vielleicht noch an Taxaceen zu denken, und zwar wegen der Markstrahl-Eiporen (cf. S. 55), sodaß ich es vorziehe, den Typus durch den Namen *Xenoxylon* aus der Menge der großenteils unbrauchbaren »Spezies« von *Araucarioxylon*, mit denen es den Mangel an Harzparenchym teilt, herauszuheben.

Die vorstehende Untersuchung ergibt, daß sich nur eine sehr geringe Anzahl von den zahlreichen (ca. 100) beschriebenen Araucaritenspezies aufrecht erhalten lassen, ein Resultat, über das sich kein Eingeweihter wundern kann. Wenn manchem die diagnostisch verwandten Merkmale teilweise zu subtil erscheinen, so muß darauf bemerkt werden, daß sich ohne diese eben gar nichts bestimmen läßt. Ein zu schlecht erhaltenes Holz läßt sich ebensowenig bestimmen wie sonst ein schlechterhaltenes Fossil; man kann nicht alles bestimmen wollen.

Über Cedroxylon KRAUS und Cupressinoxylon GÖPP. (Cupressoxylon KRAUS).

Mit dem Sammelnamen *Cupressinoxylon* hatte GÖPPERT 1850 die fossilen Hölzer mit Cupressineen-ähnlichem Bau bezeichnet, d. h. solche, die »einfache Harzgänge (GÖPPERT)«, besser gesagt: Harzparenchym (Holzparenchym) in vertikaler Erstreckung im Holzkörper aufweisen, und zwar vornehmlich im Spätholz. Diese Zellen verraten sich bei fossilen Hölzern (namentlich in den braunkohlig erhaltenen) meist ziemlich leicht, da das in ihnen enthaltene Harz sich gut erhält und stark nachdunkelt; um eine Verwechselung mit harzführenden Hydrostereiden (in die es häufiger nachträglich eindringt) zu verhüten, ist das Auffinden der horizontalen Querwände der Holzparenchymzellen unerläßlich. Diese Harzzellen finden sich in sehr wechselnder Anzahl bei Cupressineen, Taxodieen und Podocarpeen, von denen im Großen und Ganzen[1]) die ersteren beiden fast gleichen Holzbau besitzen; die Podocarpen lassen sich entgegen der bisherigen Annahme davon trennen. Obwohl die Übereinstimmung zwischen den meisten Cupressineen und Taxodieen so groß ist, sind in der Gruppe *Cupressinoxylon* die meisten »Arten« fossiler Hölzer beschrieben worden, eine Tatsache, die für den wissenschaftlichen Wert vieler Publikationen über fossile Hölzer bezeichnend ist.

Die Gruppe der *Cedroxyla*, die *Abies*-ähnlichen Hölzer umfassend, die KRAUS (1870—72 in SCHIMPER, Traité, p. 370) von dem *Pinites* GÖPPERT abspaltete, der sowohl die harzgangführenden

[1]) Die charakteristischen Ausnahmen werden wir später kennen lernen.

als die harzganglosen Abietineen umfaßte, wurde durch Fehlen des Harzparenchyms gekennzeichnet, sollte im übrigen ebenso gebaut sein wie die *Cupressinoxyla.* Bisher ist denn auch ausschließlich das Vorhandensein oder Fehlen des Holzparenchyms als für beide Typen unterscheidend benutzt worden.

Wenn man die Abhandlungen über fossile Hölzer durchsieht, so muß man den Eindruck bekommen, daß das *Cedroxylon* (d. h. das abietoide Holz) dem *Cupressinoxylon* näher stehe als den Harzgänge im Holz führenden Abietineen *(Pinus*, *Picea*, *Larix*, *Pseudotsuga)*; diese Tatsache würde, wenn richtig, auf die systematische Bedeutung der Anatomie ein trauriges Licht werfen. Zum Glück ist das nun nicht so, vielmehr besitzen alle Abietineenhölzer ein durchgreifendes, nicht zu übersehendes Merkmal.

Bevor wir indes hierauf näher eingehen, soll noch kurz auf die Mängel der bisherigen Unterscheidung von *Cupressinoxylon* und *Cedroxylon* hingewiesen werden, die sich beim Gebrauch des Harzparenchyms als ausschließliches Diagnostikum von selbst ergeben.

Schon bei Cupressineen stößt man bei der Prüfung auf die genannten Verhältnisse auf Schwierigkeiten, indem z. B. bei verschiedenen *Juniperus*-Spezies, bei *Thuja*, *Thujopsis* u. a. die die Holzparenchymzellen in so geringer Anzahl auftreten, daß man Mühe hat, selbst beim Durchsuchen mehrerer Jahrringe (auf dem Radialschnitt!) dieselben aufzufinden (vergl. auch Dippel, Mikroskop 1896, S. 427). Andererseits findet sich auch bei *Abies*-Spezies Harzparenchym hin und wieder; ich habe solches u. a. bei *Abies bracteata* und *magnifica* gesehen (vergl. Mayr, die Waldungen Nord-Amerikas, Taf. IX, Fig. oben links und Dippel, Mikroskop. II, S. 425, Fig. 288). Von *Abies Webbiana (a typica)*[1])

---

[1]) Übrigens zeigt *A. Pindrow* Spach (= *A. Webbiana β Pindrow* Brandis) analoges Verhalten, wie ich mich mehrfach überzeugte. Die Zuzählung von *Abies Webbiana* zu *Cupressinoxylon* durch frühere Autoren (nebst der Behauptung, *Pinus longifolia* sei wie *Picea* gebaut; vergl. S. 64) veranlaßte Solms (Palaeophytol. 1887, S. 85) zu der Bemerkung: »Wie soll man, wenn das wahr ist, noch die Hoffnung hegen, aus dem anatomischen Bau der Hölzer allein einen irgendwie berechtigten Schluß auf deren Zugehörigkeit zu bestimmten Sippen unseres Systems ziehen zu können«. Ganz so schlimm ist man, wie die obigen Auseinander-

ist sogar schon lange bekannt (seit KRAUS 1864, S. 176), daß sie ständiges Holzparenchym besitzt. Bei dieser ist überhaupt öfter eine fast einzig dastehende Tendenz zur Holzparenchymbildung vorhanden (auch im Frühholz!); selbst die Markstrahlen sind öfters zweireihig, dann von anormalem Aussehen (vergl. BEUST, 1884, Taf. VI, Fig. 1). Weit unsicherer und komplizierter werden diese Verhältnisse jedoch noch dadurch, daß gewisse Hölzer (*Tsuga*, *Cedrus*, *Pseudolarix*, auch *Larix* und *Pseudotsuga* seien hier gleich genannt) am Ende des Jahrrings (d. h. als Endzellen), auch noch innerhalb der Spätholzzone ständig, abwechselnd mit den Hydrostereiden, Holzparenchym besitzen. Von *Larix* und *Cedrus* war das schon GÖPPERT (Monogr. d. foss. Konif., S. 48) bekannt; er glaubte jedoch, diesem Merkmal keinen Wert beilegen zu dürfen, weil es, wie er meinte, bei fossilen Hölzern sich zu schlecht erhalten würde. Dem ist jedoch nicht so; SCHMALHAUSEN (Tertiäre Pflanzen d. Insel Neu-Sibirien, 1890, S. 17) hat daraufhin eine *Larix* ganz richtig bestimmt. Auch FELIX (1886, S. 486) gibt von einem harzgangführenden Abietineenholz Holzparenchym an; aus der Stelle scheint mir indes hervorzugehen, daß ihm die einschlägigen Verhältnisse bei den lebenden Hölzern nicht ausreichend bekannt waren. Da sich die Holzparenchymzellen bei diesen Hölzern immer vornehmlich am äußersten Ende des Jahrrings, also im Spätholz finden, das sich fossil meist am besten erhält, so ist das Parenchym sicher entgegen GÖPPERT's Annahme ganz gut wahrzunehmen. Warum sollte es auch hier schlechter zu beobachten sein, da es doch GÖPPERT u. a. bei den Cupressineen als Hauptdiagnosticum benutzt! Zu seiner leichten Auffindung betrachtet man oft zweckmäßig zunächst den Querschnitt; das Auftreten zahlreicher Harzzellen (das Harz ist oft dunkel gefärbt!) weist fast immer mit Sicherheit auf Holzparenchym, dessen Natur man, nunmehr darauf aufmerksam geworden, durch Auffinden der horizontalen Querwände erhärtet, um Verwechslungen mit harzführenden

---

setzungen zeigen, nun mit der Holzanatomie doch nicht daran; insofern bleibt jedoch SOLMS' Bemerkung zu Recht bestehen, als sich, z. B. bei Cupressineen und Taxaceen, Gattungen nicht oder nur ausnahmsweise bestimmen lassen.

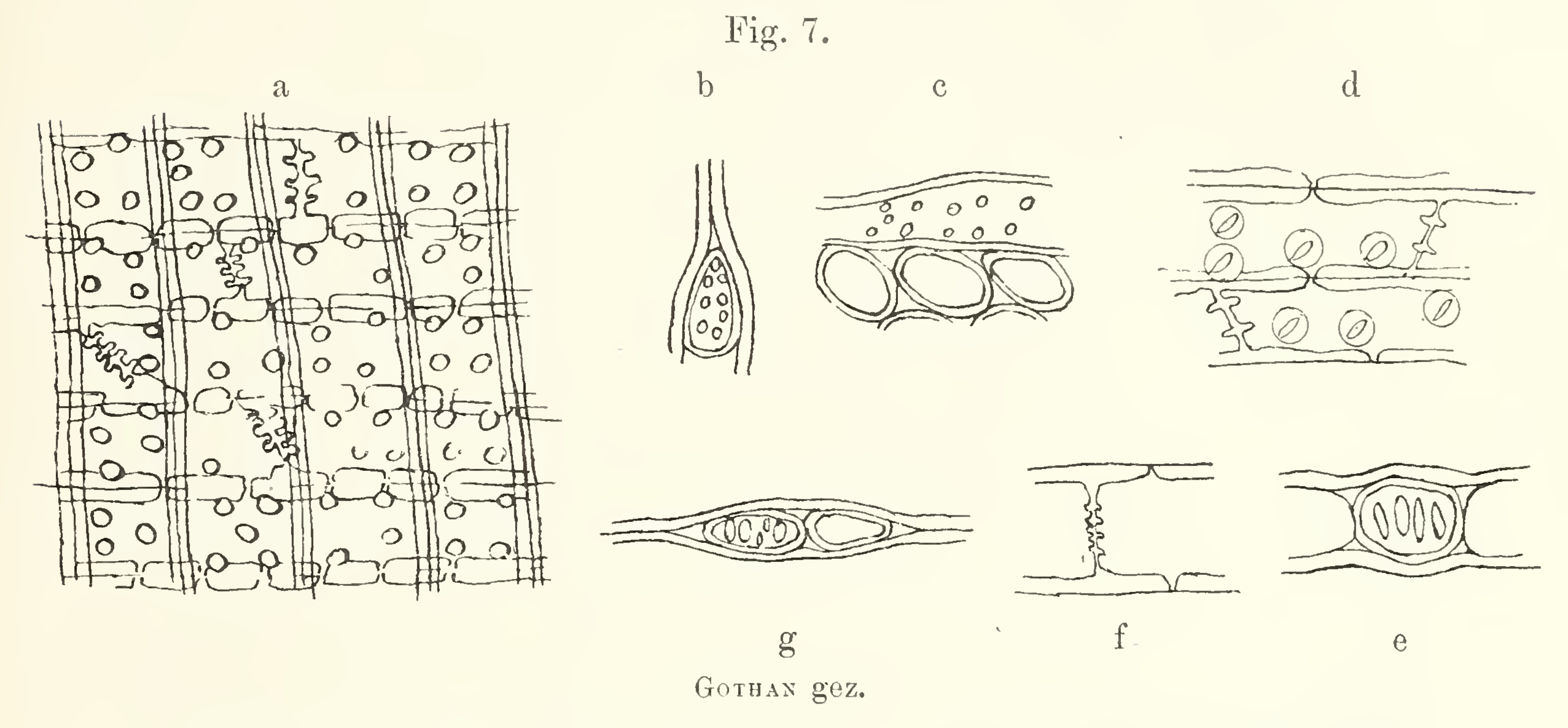
Hydrostereiden zu vermeiden, die übrigens als anormale Bildungen durch ihr regellos-zerstreutes Vorkommen sich dem geübten Beobachter charakterisieren. Im Radialschnitt unterscheiden sich die Holzparenchymzellen von den Hydrostereiden durch das Fehlen der bei diesen Hölzern zahlreich vorhandenen kleinen Tangential-Hoftüpfel. Im Übrigen besitzen — was Weite und Form anbelangt — diese Holzparenchymzellen dasselbe Aussehen wie die umgebenden Hydrostereiden, nur daß sie auf der Radialwand keine Hoftüpfel, sondern den Markstrahltüpfeln ähnliche Tüpfel haben. Da sie wegen ihrer Schmalheit im Radialschnitt leicht übersehen werden, empfiehlt sich oft zunächst die Betrachtung des Querschnitts daraufhin. Bei Hölzern mit schlechterer Jahresringbegrenzung, wo auch die letzten Hydrostereiden des Jahrrings noch ziemlich weit sind (z. B. *Cedrus*, *Pseudolarix*), sind auch die Holzparenchymzellen weiter, besonders habe ich das an *Pseudolarix Kaempferi* ausgeprägt gefunden, wo sie auch im Radialschnitt sofort so in die Augen fielen, daß dieses Holz — fossil erhalten — unfehlbar als *Cupressinoxylon* (!) bestimmt worden wäre. Daß der Kraus'sche Name *Cedroxylon* eigentlich recht unglücklich gewählt ist (da gerade auch *Cedrus* zu den stets holzparenchymführenden »*Cedroxyla*« gehört), mag noch erwähnt sein.

Die Unsicherheit der bisherigen Unterscheidung von *Cedroxylon* und *Cupressinoxylon* geht aus diesen Tatsachen zur Genüge hervor. In typischen Fällen bietet ja das Holzparenchym ein ganz gutes Charakteristikum; bei *Taxodium*, dann bei *Sequoia*, vielen Podocarpeen z. B. ist es, soweit ich sehen konnte, meist häufig (entgegen Dippel, l. c., S. 427, wonach *Sequoia (Wellingtonia)* sehr spärliches Holzparenchym besitzen soll; jedoch mag es auch hier hin und wieder selten sein). Das Holzparenchym der Cupressineen unterscheidet sich oft von dem der abietoiden Hölzer dadurch (abgesehen von *Abies Webbiana*), daß es meist nicht als Endzellen des Jahrringes auftritt, sondern auch im Frühholz oft noch häufig genug ist; im Spätholz ist es (Radialschnitt!) oft viel weitzelliger als die umgebenden, englumigen Hydrostereiden.

In zweifelhaften Fällen — bei Seltenheit des Holzparenchyms — ist bei der bisherigen Bestimmungsmethode aus den im Vorigen

genannten Gründen die Frage, ob *Cupressinoxylon* oder *Cedroxylon*[1]), überhaupt nicht zu beantworten. Es ist daher nötig, sich nach einem weiteren — möglichst durchgreifenden — Merkmal umzusehen, das eine Verwechselung beider Typen ein für allemal ausschließt. Ein solches besitzen wir in der Markstrahlzellenwandtüpfelung. Bei abietoiden Hölzern *(Cedroxylon)* bietet die Markstrahlzelle im Radialschnitt durchweg ein Bild wie Fig. 7a;

Fig. 7.



a: Frühholz von *Cedrus atlantica* mit »Eiporen« und Abietineentüpfelung (390 ×).
b u. c: Abietineentüpfelung im Tangentialschnitt (b) und Querschnitt (c) bei *Abies homolepis* (390 ×).
d: *Juniperus*-Tüpfelung bei *J. Sabina*, Radialschnitt (390 ×).
e: Desgl. bei *J. virginiana*, Tangentialschnitt (390 ×).
f: Desgl. bei *Fitzroya patagonica* (radial), (390 ×).
g: Desgl. Tangentialschnitt (390 ×).

es sind sowohl die horizontalen als die vertikalen Wände stark getüpfelt; die Tüpfelung zeigt sich in der Aufsicht (Fig. 7b und c), also im Quer- oder Tangential-Schnitt des Holzes, meist als lochporig, d. h. die Tüpfel sind kreisrund. Der Kürze wegen werden wir im folgenden diese Tüpfelung als Abietineen-Tüpfelung bezeichnen. Diese findet sich bei *Abies*,

---

[1]) Daher sind die *Pinites*- und *Cedroxylon*-Spezies aus den älteren Formationen für das Vorkommen von Abietineen nichts weniger als beweisend, wie denn überhaupt die *Pinites* etc. im Verhältnis zur rezenten Systematik einen ± vagen Begriff bilden.

Tsuga, *Cedrus*, *Larix*, *Picea*, *Pseudolarix* u. s. w. in fast ganz gleicher Ausprägung und rückt das *Cedroxylon* verwandtschaftlich weit näher an *Pityoxylon* KRAUS (siehe S. 60, seq.) als an *Cupressinoxylon* (vergl. S. 65), wie die Systematik es auch fordert. Sie findet sich nur in den parenchymatischen Markstrahlzellen, nicht in den bekannten, hofgetüpfelten Quertracheiden. Die Stärke der Tüpfelung erfährt bei den eiporigen *Pinus*-Spezies eine Reduktion; Näheres hierüber im Kapitel über *Pityoxylon*.

Entgegen dem besitzen die Cupressineen (mit Ausnahme der nachher zu besprechenden Spezies von *Juniperus*, *Libocedrus decurrens* und *Fitzroya*) durchweg glatte Markstrahlzellwände. Die Abbildung, die MAYR (l. c. Taf. IX, Fig. unten links) giebt, wonach *Cupressus*, *Thuja*, *Sequoia*, *Taxodium*, *Chamaecyparis* verdickte (getüpfelte) Markstrahlwände besitzen sollen, ist unrichtig, wenigstens habe ich an den zahlreichen, daraufhin untersuchten Spezies der genannten Gattungen dies nie gesehen. Es mag ausnahmsweise hin und wieder vorkommen, ist jedoch sicher dann sehr selten; auch bei *Thuja gigantea*, für die es BEUST (1884, T. VI, 4, 5) abbildet, habe ich nichts davon gesehen. MAYR's Abbildung stimmt nur für *Juniperus* (oder *Libocedrus*), von denen später die Rede sein wird.

Daran, daß das neue Merkmal durchgreifend ist, kann gar kein Zweifel bestehen, eine andere Frage ist, ob es nicht zu subtil ist, um in erfolgreicher Weise auf die fossilen Hölzer angewandt zu werden. Es ist dieses zum Glück nicht so. SCHMALHAUSEN (l. c. Taf. II, Fig. 37–39, 43, 48), KRAUS (1882, Taf. I, Fig. 2), CRAMER in HEER, Flora foss. arct., 1868, Taf. XXXVI, Fig. 2, 4) bilden Markstrahlzellwandtüpfelung ab, ohne indeß darauf Wert zu legen[1]), auch CONWENTZ (1890, Taf. IX, Fig. 1, 4). Sicher darf man behaupten, daß sie noch öfter gesehen worden wäre resp. ist und auch gezeichnet wäre, wenn die Autoren Wert darauf gelegt hätten. Aus eigenen Beobachtungen kann ich hinzufügen, daß

[1]) GÖPPERT's Abbildungen (Monographie d. foss. Conif. Taf. 25, 1, 6; Taf. 51, 2, 5) wage ich nicht anzuführen, da die Zeichnungen unverläßlich und oberflächlich sind.

das Merkmal an den oft so wunderbar erhaltenen tertiären Braunkohlenhölzern sich oft genug wahrnehmen läßt, ebenso an vielen verkieselten Hölzern von König Karls-Land, die schon bei Anwendung der Splittermethode die Abietineentüpfelung in schönster Weise zeigten. Ich erhielt diese Hölzer durch die Güte von Herrn Prof. NATHORST in Stockholm. Neben der Abietineentüpfelung mag ergänzend — wenn nötig — das bisherige Merkmal des Holzparenchyms benutzt werden. Es empfiehlt sich vielleicht oft, zu seiner Auffindung zuerst den Quer- und Tangential-Schnitt zu betrachten, wo die weniger leicht zu übersehende Lochporigkeit die Tüpfelung verrät (Fig. 7b und c); darauf untersucht man auch den Radialschnitt danach.

Es mag noch bemerkt werden, daß *Abies Webbiana*, die wegen ihres zahlreichen Holzparenchyms (S. 40, Fußnote) bisher als *Cupressinoxylon* betrachtet werden mußte, nun ebenfalls auf Grund der Abietineentüpfelung zu *Cedroxylon* rückt.

Die Ungetüpfeltheit der Markstrahlzellwände als Charakteristicum der Cupressineen ist durchgreifend, nur wenige Ausnahmen sind zu verzeichnen, die aber wiederum eine weitere Zerteilung und Erkennung unter den *Cupressinoxyla* erlauben. Es sind dies Spezies von *Juniperus*, *Libocedrus decurrens* und *Fitzroya patagonica* und *Archeri*, die eine der Abietineentüpfelung ähnliche Markstrahlzellwandtüpfelung besitzen. Sie ist jedoch schwächer (Fig. 7d und f), und zeigt sich in der Aufsicht meist nicht als lochporige, sondern leiterförmige bis netzförmige Verdickung (Fig. 7e und g). Bei *Juniperus* und *Libocedrus decurrens* ist sie am deutlichsten und ziemlich stark ausgeprägt, bei *Fitzroya* subtiler. Die Anzahl der »Höcker« im Radialschnitt ist bei den beiden ersteren oft nur gering, selbst nur eins, bei *Fitzroya* viel größer (Fig. 7e und f). Zum Unterschied von der Abietineentüpfelung sind bei all diesen ferner die horizontalen Markstrahlzellwände nur wenig getüpfelt, wie man am bequemsten im Querschnitt sogleich erkennt. Der Kürze wegen wollen wir diese Art der Tüpfelung als *Juniperus*-Tüpfelung bezeichnen. Diese Tüpfelung ist bei den meisten (13 von 17) von mir untersuchten *Juniperus*-Spezies ziemlich gleich gut ausgeprägt, nur bei *Juniperus procera*, *sabinoïdes* und einigen andern war sie nur schwierig nachzuweisen.

Libocedrus decurrens und *Fitzroya patagonica* und *Archeri* unterscheiden sich von *Juniperus* dadurch, daß bei ersterer die ziemlich kleinen Markstrahltüpfel, die immer sehr gedrängt stehen, in jungem Holz sehr häufig zu 3, selbst zu 4 auf dem Felde übereinander stehen; bei *Fitzroya* sind dieselben noch kleiner und stehen oft zu 4—5 übereinander, wie ich das auch bei *Widdringtonia* (und *Arthrotaxis?*) fand, die indeß der *Juniperus*-Tüpfelung entbehren. Anfangs glaubte ich, daß auch in älterem Holz die Verhältnisse der Zahl der Markstrahltüpfel übereinander nur wenig Modifikation erleiden würden. Leider hat sich das nicht bestätigt. In älterem Holz, das ich von *Fitzroya* und *Widdringtonia* untersuchte, war die Markstrahl-Tüpfelzahl übereinander fast wie bei den übrigen Cupressineen (1,2—3), sodaß mit diesem Merkmal wenig anzufangen ist.

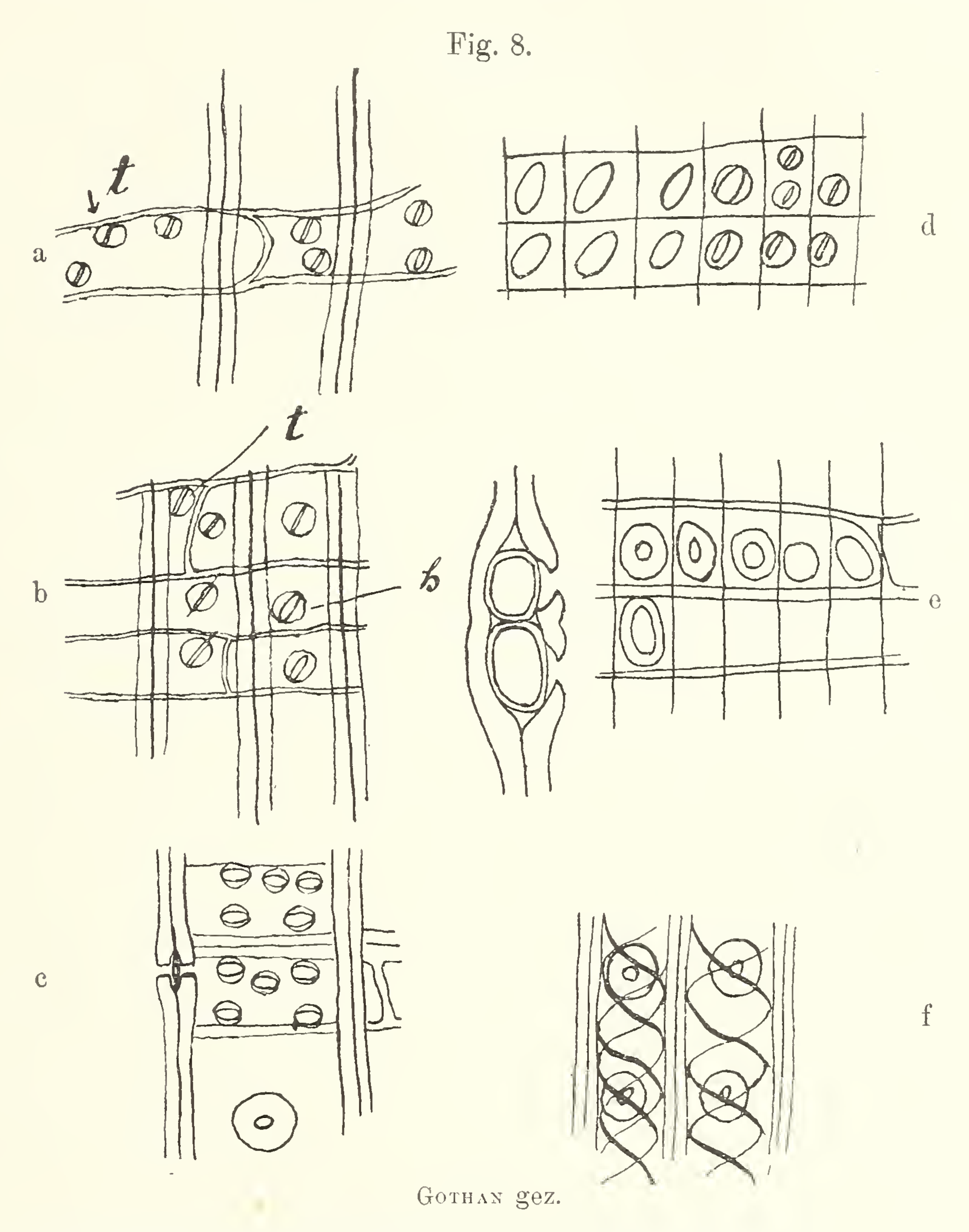
Nach der Tüpfelung zu urteilen, ist *Cupressinoxylon neosibiricum* SCHMALHAUSEN (l. c. Taf. II, Fig. 48) ein *Juniperus*; die Fig. 48 zeigt trefflich den Unterschied zwischen der Abietineentüpfelung der Figuren 36—39 und 43 *(Pityoxylon)* und der *Juniperus*-Tüpfelung (Fig. 48). Mit *Glyptostrobus*, der diese nicht zeigt, bringt SCHMALHAUSEN das Holz (auf Grund der Markstrahltüpfel, worüber S. 50) irrtümlich in Verbindung. —

Wie schon oben gesagt, lassen sich die Podocarpeen entgegen der bisherigen Meinung, gut von dem Gros der *Cupressinoxyla* trennen; sie bilden zusammen mit anderen Taxaceen (z. B. *Dacrydium, Phyllocladus, Sciadopitys*) eine gut umgrenzte Gruppe, worüber wir später noch Weiteres hören werden. Das Holzparenchym ist namentlich bei gewissen Podocarpen und einigen Dacrydien zahlreich, weshalb sie bislang auch immer unter den *Cupressinoxyla* angeführt wurden. In diesem Harzparenchym liegt auch keine Möglichkeit der Unterscheidung beider Typen, sondern in den Markstrahltüpfeln, d. h. in den den Hydrostereiden angehörigen Tüpfeln, die auftreten, wo Markstrahlzellwand an Holzprosenchym-

[1] *Libocedrus chilensis* zeigt merkwürdigerweise keine *Juniperus*-Tüpfelung und dürfte daher kaum bloß auf Grund des Holzes erkannt werden können. *Lib. Doniana* desgl., hat nur hin und wieder schwache Verdickungen.

zelle stößt, also den sogenannten »Markstrahltüpfeln«, unter welchem Namen auch in Zukunft stets diese Art der Tüpfel verstanden sein sollen. Im Spätholz sind sie bei Cupressineen und Podocarpeen[1]) gleich; man sieht die rundliche Hofbegrenzung

Fig. 8.



Gothan gez.

a u. b: Podocarpoïde Markstrahltüpfel bei *P. salicifolia* (390 ×).
c: Markstrahltüpfel im Frühholz von *Taxodium distichum* (390 ×).
d: »Eiporen« von *Podoc. andina* (390 ×).
e: »Eiporen« von *Sciadopitys verticillata*, rechts Radial-, links Tangentialschnitt (390 ×).
f: Spiralen in den Hydrostereïden von *Taxus baccata* (390 ×).

---

[1]) Es ist hier nur von den Podocarpeen die Rede, die keine Eiporen besitzen; cf. S. 55.

deutlich, viel deutlicher aber den zunächst allein ins Auge fallenden Porus, der von schmal elliptischem Umriß und stark vertikal gerichtet ist. Im Frühholz treten aber sofort die Unterschiede hervor: Bei cupressoiden Hölzern wird der Porus breiter elliptisch und stellt sich um so mehr horizontal (Fig. 8c), je typischer das Frühholz ausgebildet ist (sehr schön u. a. bei *Taxodium* und *Sequoia,* bei der es PENHALLOW (Transact. and Proc. Roy. Soc. of Canada, 1896, S. 49) bemerkte, aber fälschlich für diese als charakteristisch betrachtete, bei Podocarpeen bleibt der Porus schmal (fast lineal) elliptisch und vertikal gerichtet (Fig. 8a und b); in welchem Verhältnis diese Tüpfelung, die wir der Kürze wegen als podocarpoide bezeichnen werden, zu den zahlreichen eiporigen Taxaceen steht, werden wir später sehen. Mit diesen teilen sie die geringe Anzahl (1—2, sehr selten mehr) pro Kreuzungsfeld, was schon BEUST (1884, S. 37) und KLEEBERG (1885, S. 711) richtig erkannten. Den anderen Tüpfelungstypus werden wir cupressoide Tüpfelung nennen, diese charakterisiert also die Taxodieen und Cupressineen (auch *Juniperus* u. s. w.). Über Weiteres ist die Tabelle am Schluß zu vergleichen.

Eine Frage von großer Schwierigkeit bietet die Abtrennung der Taxodieen von den *Cupressinoxyla*; in dieser Richtung haben sich besonders SCHMALHAUSEN, VATER und FELIX bemüht, ohne indeß zu einem ersprießlichen Resultat zu kommen. FELIX glaubte das Wurzelholz von *Taxodium* erkennen zu können und bestimmte ein fossiles Holz als *Rhizotaxodioxylon*, das SCHENK (1890, S. 872) jedoch mit Recht ablehnt. Nach meinen Untersuchungen lassen sich die Taxodieen als solche nicht von dem Gros der *Cupressinoxyla* trennen, indem die Merkmale letzterer auch die ersteren sind. Nur *Taxodium*, *Sequoia sempervirens* lassen sich erkennen und zwar mit Hülfe der Markstrahltüpfel. Diese stehen auch im Frühholz, wo bei vielen Cupressineen und Taxodieen oft nur 1—2 Tüpfel auf dem Felde stehen, gedrängt zu 3–6, auch mehr; wichtiger als dieses Merkmal ist aber das Verhalten des Porus, das am besten im Zusammenhang mit *Glyptostrobus* (und *Cunninghamia)* besprochen wird. Verfolgt man auf einem Radialschnitt dieser Hölzer die Markstrahltüpfel vom Spätholz bis zum Frühholz, so sieht man,

daß die Tüpfel bald cupressoid werden, schließlich aber der Porus an Größe immer mehr zunimmt und die Größe der Behöfung erreicht, daß mithin »Eiporen« entstehen. *Taxodium*, das hierin seine Verwandtschaft mit dem anatomisch immerhin sofort unterscheidbaren *Glyptostrobus* documentiert, bildet ein Mittelding zwischen den cupressoiden und glyptostroboiden Markstrahltüpfeln[1]), indem der Porus sich wie bei *Glyptostrobus* stark erweitert, ohne daß es indeß zur Eiporenbildung kommt (Fig. 31). Auf Grund dieses Merkmals gelang es mir, einige bekannte fossile »Spezies«, von denen aus GÖPPERT's Nachlaß etwas in den Besitz der Königl. geologischen Landesanstalt gekommen ist, als Taxodieen zu entlarven. Es sind dies zunächst: *Pinites* (!) *Protolarix* GÖPP. (von SCHRÖTER u. a. richtig zu *Cupressinoxylon* gestellt), *Taxites* (!) *ponderosus* GÖPP. (von KRAUS 1892 als *Cupressinoxylon* angesprochen) und vielleicht *Calloxylon Hartigii* ANDRAE (*Cupressinoxylon II.* KRAUS). Zweifellos ist überhaupt ein großer Teil der bei uns im Tertiär vorkommenden *Cupressinoxyla* zu Taxodieen zu ziehen; die auf Grund von Holzresten bestimmten Taxodieen werde ich als *Taxodioxylon* bezeichnen. *Taxodium* unterscheidet sich von *S. sempervirens* durch die auffallend starke Verdickung der Holzparenchymquerwände, die man im Tangentialschnitt betrachtet.

Betreffs *Glyptostrolus*, dessen Sonderstellung schon KRAUS (1864, S. 195, Fig. 12) erkannte, ist zu bemerken, daß *Cunninghamia* ebenso gebaut ist, daß daher *Glyptostrobus tener* KRAUS nicht in diesem Sinne bestehen bleiben kann. Es ist als Gattungsname *Glyptostroboxylon* CONWENTZ erw. (Sobra algunas arboles etc., Buenos-Ayres, 1885, S. 15) anzuwenden, der in dem Sinne wie *Phyllocladoxylon* (S. 55) zu verstehen ist. Zur Erkennung der glyptostroboiden Tüpfelung wie überhaupt der Markstrahltüpfelverhältnisse ist übrigens das Fehlen der Spiralstreifung erwünscht, da hierdurch ein etwa vorhandener Porus leicht undeutlich wird;

[1]) Es muß indeß bemerkt werden, daß dieses Verhältnis bei *Taxodium* (und mehr noch bei *S. sempervirens*) nur in genügend altem Stamm- oder Wurzelholz typisch ist; zu junges Astholz ist mehr oder weniger rein cupressoid. Merkwürdig ist, daß *Sequoia gigantea* im Bau dem Gros der Cupressineen folgt und sich von *Sequoia sempervirens* (cf. S. 61) abweichend verhält, was übrigens auch SCHMALHAUSEN (1883, S. 812) bemerkt.

einer solchen Täuschung dürfte SCHMALHAUSEN zum Opfer gefallen sein, dessen *Cupressinoxylon (Glyptostrobus?) neosibiricum* ein *Juniperus* sein dürfte (cf. S. 46). Eine Täuschung können übrigens auch angeschnittene cupressoide Markstrahltüpfel hervorrufen, die durch den Anschnitt glyptostroboid werden.

Bei vielen cupressoiden Hölzern bemerkt man eine auffällige Tendenz zur Bildung zweireihiger Markstrahlen; diese Erscheinung ist selbst im jüngeren Holze oft so häufig, daß die landläufige Behauptung von der Einreihigkeit der Coniferen-Markstrahlen modifiziert werden muß. Ich habe 2-reihige Markstrahlen an Spezies von *Thuja*, *Chamaecyparis* (Fig. 9 rechts), *Cupressus*, *Taxodium*, *Sequoia* u. a. gesehen; BEUST (1884, S. 37) gibt sogar Fälle von 3-reihigen Markstrahlen bekannt, nach EICHLER (Nat. Pflanzenfam. II, 1, S. 35) sind bei *Cupressus thurifera* sogar alle Markstrahlen 2-reihig. Bei fossilen Hölzern ist diese Mehrreihigkeit — die indeß nur, wenn sehr auffallend, diagnostisch brauchbar ist — vielleicht noch häufiger. Bei den *Cedroxyla* ist diese Erscheinung seltener; von *Cedrus* gibt KRAUS (1864, S. 173) 2-reihige an, ich habe solche ebenfalls hin und wieder gesehen; ganz gewöhnlich waren sie dagegen merkwürdigerweise in einem Zapfenstiel von *Cedrus Deodara*, der höchstens 3-jährig sein konnte. In altem *Larix*-Holz habe ich auch einige 2-reihige Markstrahlen gefunden[1]).

Schließlich noch einiges über *Cedroxylon*. Dieser also die lebenden Gattungen *Abies*, *Cedrus*, *Pseudolarix*, *Tsuga*, *Keteleeria* umfassende Bau zeigt außer durch die Abietineentüpfelung noch dadurch Annäherung an die *Pityoxyla*, daß bei *Cedrus*, besser noch bei *Tsuga*, Quertracheiden auftreten, bei *Cedrus* jedoch erst im älteren Holze, früher bei *Tsuga*. Auch von *Abies balsamea* werden Quertracheiden angegeben. *Cedrus* und *Pseudolarix*, die mit *Tsuga*, wie schon S. 41 betont, das Holzparenchym gemein

[1]) Anm. Es scheint mir eine gewisse Gesetzmäßigkeit in dem Auftreten 2-reihiger Markstrahlen derart zu bestehen, daß diese namentlich bei Harzparemchym führenden Hölzern auftreten; fast bei allen derartigen Hölzern, *Cupressinoxyla*, *Cedrus*, *Larix*, *Pseudotsuga*, *Abies Webbiana* habe ich sie in genügend altem Holze immer gesehen, während man bei harzparenchymlosen *Abies*, *Picea*, *Pinus* vergebens darnach sucht.

haben, besitzen im Frühholz eine hervorstechende Tendenz zur Eiporigkeit (Fig. 7a); sie nehmen unter den *Cedroxyla* vielleicht eine analoge Stellung ein wie *Glyptostrobus* und *Cunninghamia*[1]) unter den cupressoiden.

Zusammenfassung.

1. Das unterscheidende Moment zwischen dem Holzbau der Abietineen und der cupressoiden (*Cupressinoxylon*) besteht in der Markstrahlzellwandtüpfelung (Abietineen-Tüpfelung), die in zweifelhaften Fällen allein Auskunft geben kann, da auch einige *Cedroxyla* Holzparenchym besitzen, namentlich als Jahresring-Endzellen abwechselnd mit Hydrostereiden. Im Übrigen kann das Holzparenchym (mit Vorsicht) neben der Markstrahlzellwandtüpfelung weiter als Diagnosticum gebraucht werden (vergl. aber z. B. *Abies Webbiana*).

2. Die Podocarpeen lassen sich von den *Cupressinoxyla* auf Grund der Markstrahltüpfel abtrennen.

3. Unter den *Cupressinoxyla* lassen sich auf Grund der »Juniperustüpfelung« nur *Juniperus, Libocedrus decurrens* und *Fitzroya* erkennen. Die Hoffnung, weitere Gattungen auf Grund des Holzes bestimmen zu können, muß auf Grund unserer bisherigen Kenntnisse aufgegeben werden.

4. *Glyptostrobus* und *Cunninghamia* (S. 48) sind auf Grund der Markstrahltüpfel unterscheidbar; als Mittelding zwischen diesen und den typisch cupressoiden Hölzern läßt sich *Taxodium* und *Sequoia sempervirens* erkennen.

Die Zahl der Hoftüpfelreihen ist als von der Breite der Holzzelle abhängig, die wiederum nach Wachstumsbedingungen u. s. w. sich richtet, diagnostisch unbrauchbar und im Vorigen nicht weiter erwähnt worden.

---

[1]) Die anatomische Übereinstimmnng dieser beiden Genera (in älterem Holz) läßt die Stellung von *Cunninghamia* zu den Taxodieen, wie EICHLER will, berechtigter erscheinen als die zu den Araucarieen, wie BEISSNER (Handb. d. Nadelholzk., S. 196).

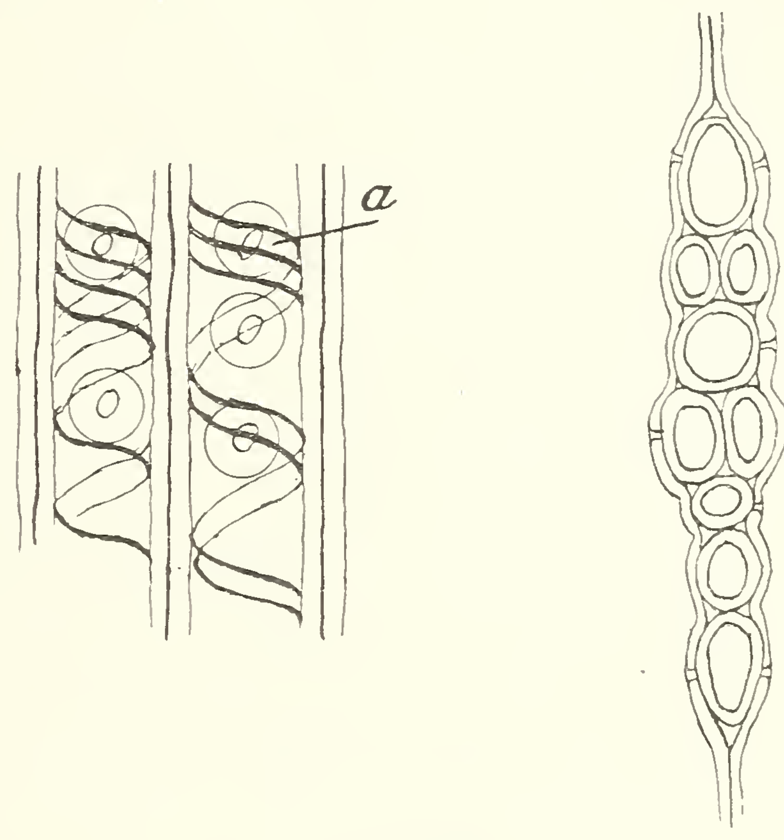
Taxaceen und Ginkgoaceen.

Die Umgrenzung oder Abteilung der Familie der Taxaceen gegen die *Cupressinoxyla* (vergl. S. 46) galt bisher als unmöglich. Eine Unterscheidung glaubte man nur bei den wenigen, mit Spiralenverdickung in den Hydrostereiden versehenen Gattungen durchführen zu können. (Es sind dies die Spezies von *Taxus*, *Torreya* und *Cephalotaxus*.) Dieses Merkmal ist in der Tat so auffallend, daß es unmöglich übersehen werden kann. UNGER hat bei fossilen Hölzern für diesen Bau den Namen *Taxoxylon* angewandt, indem er den Gebrauch des GÖPPERT'schen *Taxites* aus gleichen Gründen ablehnen mußte wie ENDLICHER 1847 GÖPPERT's *Araucarites*. Die Taxaceen-Spiralen haben nun, zu vielen Verwechselungen mit der Spiralstreifung Anlass gegeben, so daß GRAND' EURY und RENAULT sogar paläozoische (!) Taxaceen gefunden zu haben glaubten (vergl. S. 69). Wie S. 68 gesagt, ist das einzig haltbare *Taxoxylon*, d. h. Taxaceenholz mit Spiralverdickung *Taxoxylon scalariforme* GÖPP. sp., alle übrigen sind spiralgestreifte Araucariten, *Cupressinoxyla* u. s. w. Übrigens hätte schon das Vorhandensein von Harzparenchym GÖPPERT auf seinen Irrtum aufmerksam machen können; er gibt zwar (Monogr. d. foss. Conif. S. 243) solches bei *Taxites* überhaupt als vorhanden an, jedoch habe ich bisher keines sehen können, auch KRAUS (1892, S. 74) leugnet sein Vorkommen. Jedenfalls muß es, wenn überhaupt vorhanden, sehr selten sein.

Der Wichtigkeit halber mag auch hier auf die Unterschiede der Taxaceen-Spiralen und der Spiralstreifung sowie der Spiralverdickung in den Spätzellen piceoider Hölzer (Vergl. unter: *Pityoxylon*) hingewiesen werden.

Die Taxaceenspiralen stehen im Spätholz dicht, horizontal, die Tüpfelpori sind hier stark aufwärts gerichtet (Fig. 9 links bei a); im Frühholz werden die Spiralen steiler, weit lockerer, die Tüpfelpori rundlich. Es kommt dies, wie bekannt, von dem starken Längenwachstum der Frühzellen, wodurch die Spiralen auseinander gezogen werden, während hierzu bei den zuletzt abgeschiedenen Zellen keine Gelegenheit mehr vorhanden ist. Spiralstreifung kommt bei

Fig. 9.



Gothan gez.

Links: Spiralen in den Hydrostereïden von *Torreya nucifera* (390 ×).
Rechts: Zweireihiger Markstrahl von *Chamaecyparis Lawsoniana* (390 ×).

Taxaceen mit Spiralverdickung nicht vor (S. 75), höchstens Tüpfelrisse[1]).

Die Spiralstreifung ist vornehmlich auf die Mittelschicht des Jahresrings beschränkt, ist stets mehr vertikal gerichtet und stets mit den (zuerst auftretenden) Tüpfelrissen vergesellschaftet, die natürlich mit ihr gleichsinnig verlaufen. Daß die »Streifung«

[1]) Dieses Verhältnis sah ich sehr schön an einem Zweig von *Torreya grandis*, der auf der Unterseite gelb gefärbt war. Die helle Oberseite zeigte keine oder ganz sporadische, die Unterseite überall Tüpfelrisse. Auch an dem mächtigen, roten Kern von *Taxus baccata* ist dieselbe Erscheinung zu sehen.

mit der Verkernung zusammenhängt (abgesehen von anderen Einflüssen, wie Pilztätigkeit und Vermoderung), wird später gezeigt werden.

Die Spiralenverdickung der piceoiden Hölzer ist (außer bei *Pseudotsuga* cf. S. 62) auf das Spätholz beschränkt und bei starker Ausbildung von der Taxaceenverdickung in den letzten Jahrringzellen kaum zu unterscheiden. Die Hoftüpfelpori verhalten sich ebenso wie bei dieser. Die Spiralen sind zuweilen etwas stärker gegen die Horizontale geneigt, ein Auseinandertreten in vertikaler Richtung findet aber nur wenig statt. Sie sind wie die Taxaceenspiralen ein kambiales Produkt.

Von den drei Taxaceen-Genera, die durch diese Verdickungsform ausgezeichnet sind, sind *Taxus* und *Cephalotaxus* gleich gebaut, *Torreya* (Untersucht: *T. nucifera*, *californica* und *grandis*) zeigt, wie auch Mayr (l. c. S. 425, T. IX) angibt (als einziger!), die Spiralen zu mehreren zusammengruppiert (Fig. 9 links); diese Erscheinung tritt im Frühholz besonders deutlich zu Tage; Harzparenchym fehlt diesen Genera, wie schon oben gesagt.

Nicht so leicht, wie bei dieser überaus scharf abgeschiedenen Gruppe, gelingt eine Abtrennung der übrigen Taxaceen von dem Gros der hier allein in Frage kommenden *Cupressinoxyla*, mit denen die nachfolgend zu besprechenden Typen (zum Teil) das Harzparenchym gemein haben.

Es ist bereits S. 48 die »podocarpoide Tüpfelung« genannte Markstrahltüpfelform als von der cupressoiden verschieden hervorgehoben worden. Die geringe Anzahl der Markstrahltüpfel pro Kreuzungsfeld, der schmal lineale, auch im Frühholz mehr vertikal stehende Markstrahltüpfelporus bilden das Charakteristikum der podocarpoiden Tüpfelung (Fig. 8a und b). Diese ist indes nur, wie es scheint, bei wenig Formen in dieser Weise vorhanden. Bereits bei den typischen Fällen (solche sind: *Podocarpus salicifolia* und *neriifolia*) bemerkt man da, wo die Markstrahltüpfel angeschnitten sind, eine ± intensive Neigung zu »Eiporigkeit«, die bei anderen Spezies nun mehr oder weniger hervortritt. Es muß darum, um nicht einer Verwechselung zu unterliegen, der Beobachter unter allen Umständen eine größere Anzahl Markstrahlen beobachten, wobei immer

auf das Frühholz das Schwergewicht zu legen ist. Es stellt sich dann bald heraus, ob etwa gesehene Eiporen wirklich solche sind, oder nur angeschnittene Markstrahltüpfel. Der Grund für diese Neigung zur Eiporigkeit liegt in der starken und schnellen Erweiterung des Markstrahltüpfelkanals. Ein geringes Anschneiden der Markstrahltüpfel hat ein mehr cupressoides Aussehen derselben im Gefolge (Fig. 8b bei h).

Eine ganze Anzahl Taxaceen (vielleicht die Mehrzahl) zeigt nun (im Frühholz!) schon von Natur wirkliche Eiporen. Es ist dies keineswegs nur eine Eigentümlichkeit von *Phyllocladus*, wie KRAUS dies (1864) vermutet und SCHENK (1890) als sicher hingenommen hatte, vielmehr ist diese Eiporigkeit (und die Tendenz dazu) eine charakteristische Eigentümlichkeit der spiralenlosen Taxaceen (von den eiporigen *Pinus*-Spezies, die sich durch andere Merkmale ja genügend unterscheiden, wird hier natürlich abgesehen). Zweifellose Eiporigkeit zeigen: *Podocarpus andina* (Fig. 8d), *spicata* (nach GÖPPERT (1850 S. 51) auch wohl *Phyllocladus Billardieri*), *Dacrydium Franklini*, *Westlandicum* (minder gut, nämlich mehrere Eiporen pro Kreuzungsfeld: *D. cupressinum*), *Phyllocladus trichomanoides*, *Sciadopitys verticillata*, *Microcachrys tetragona*, *Pherosphera Hookeriana*. Von den letztgenannten sind *Podocarpus andina*, *spicata*, *Dacrydium Franklini* (von diesem gibt schon KLEEBERG, Bot. Ztg. 1885, Eiporigkeit an), *Phyllocladus trichomanoides* u. s. w. ganz und gar gleich gebaut[1]). Hieraus ergibt sich ohne weiteres die Unhaltbarkeit des fossilen *Phyllocladus Mülleri* SCHENK (l. c. S. 873), da der in Frage stehende Bau keineswegs *Ph.* allein zukommt. Dieser Typus mag *Phyllocladoxylon* genannt werden, d. h. wie *Ph* gebautes, aber durchaus nicht notwendigerweise damit identisches Holz. SCHENK's Holz muß also heißen: *Phyllocladoxylon Mülleri* SCHENK sp.

Über *Sciadopitys* muß noch Einiges gesagt werden. Es ist kaum begreiflich, wie sich die von GÖPPERT (Monogr. d. foss. Con. S. 52) aufgebrachte Behauptung, daß *Sciadopitys* anatomisch einer

---

[1]) Nach BEUST (l. c. 1884 S. 35) würde auch *Octoclinis Backhousi* HILL. so gebaut sein. Es ist dies ziemlich unwahrscheinlich, da keine der von mir untersuchten *Frenela*-Arten dies zeigte.

zackenzelligen *Pinus* (etwa *Laricio*) mit großen Eiporen gleiche, so lange hat halten können. Es wäre dies, wenn die Angabe stimmte, sicher ein ganz trauriges Zeugnis über den systematischen Wert anatomischer Verhältnisse. Von GÖPPERT entnahm es KRAUS (1864, S. 179); SCHRÖTER (1880 S. 11) ändert an dem Tatbestand nichts. Schon die Durchsicht der Koniferen, die GÖPPERT (l. c.) in seiner Tabelle als gleichgebaut angibt (neben zackenzelligen *Pinus* sp. mit großen Eiporen unsere *Sciadopitys* und *Phyllocladus Billardieri* (!), muß den Wert seiner Angaben ins richtige Licht setzen. Das Einzige, was *Sciadopitys* mit den *Pinus*-Spezies gemein hat, sind die Eiporen, die aber zudem recht verschieden von den großen *Pinus*-Eiporen und denen von *Phyllocladus* etc. sind. Von Harzgängen, vertikalen wie horizontalen, ist nichts zu erblicken, ebenso nichts von den Zackenzellen, die auch GÖPPERT (l. c. T. II, Fig. 7) gar nicht abbildet.

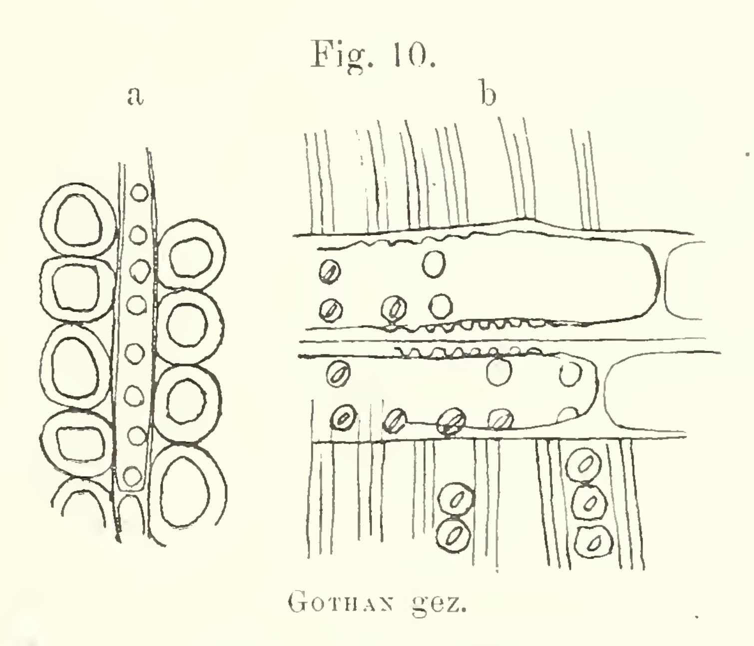
Das Aussehen der »Eiporen« von *Sciadopitys* zeigt Fig. 8c. Sie zeichnen sich durch Ungleichmäßigkeit im Aussehen und einen weiten Hof auch im Frühholz aus, der den *Phyllocladoxyla* sonst fehlt. Ueberhaupt sind bei diesen die Eiporen viel typischer als bei *Sciadopitys*, bei der sie öfters »Hoftüpfeln« ähnlich sehen; ein Anschnitt erweitert den Porus sofort beträchtlich (Fig. 8e), was aus dem Tangentialschnitt (Fig. 8e) sogleich verständlich wird. Im Spätholz nehmen die Markstrahltüpfel der eiporigen Taxaceen mehr oder weniger podocarpoides Aussehen an, indem der Porus schmallineal wird.

Was nun die Uebergänge zwischen den echt podocarpoid getüpfelten Formen (z. B. *Podocarpus salicifolia* und *neriifolia*) anlangt, so folgen hier zunächst einige halb podocarpoide, halb eiporige (z. B. *Podocarpus falcata*, *Mannii*; *Dacrydium elatum*), die sich schon durch auffallende Tendenz zur Eiporigkeit auszeichnen; dann etwa Formen wie *Dacrydium cupressinum* und *Podocarpus Sellowii*, *Totara* mit mehreren Eiporen pro Kreuzungsfeld im Frühholz, dann die *Phyllocladoxyla* mit meist je einer Eipore im Frühholz; *Sciadopitys* zeichnet sich unter den letzteren noch aus.

Auf Grund der Markstrahltüpfel von *Cupressinoxylon* nicht oder kaum zu trennen ist *Saxegothaea conspicua*. Diese zeigt aber

eine sehr eigentümliche Tüpfelung der horizontalen Markstrahlzellwände, wie auch BEUST (l. c. S. 38) richtig angibt, und zwar deutlich nur bei mehrstöckigen Markstrahlen (Fig. 10 b). Im Querschnitt bietet sich ein der Abietineentüpfelung ähnliches Bild (Fig. 10 a), nur sind die Poren weiter und weniger deutlich; die Markstrahltangentialwände sind glatt (ungetüpfelt). Die übrigen Merkmale, die BEUST (l. c.) von *Saxegothaea* angibt, wird man wohl kaum als stichhaltig anerkennen können. Unter diesen Merkmalen befindet sich häufige araucaroïde Abplattung der Hoftüpfel oben und unten. Nachdem ich dasselbe auch an verschiedenen

Fig. 10.



Saxegothaea conspicua.

a: Querschnitt, die »lochporige« Verdickung der Markstrahlhorizontalwände zeigend (390 ×).
b: Dasselbe im Radialschnitt (390 ×).

Dacrydien, u. a. (*D. Colensoï, laxifolium*) bemerkt habe, wo sich bei zweireihigen Hoftüpfeln sogar Alternanz einstellte (also ganz araucaroïd!), glaube ich, hierauf noch besonders hinweisen zu müssen. Die Markstrahltüpfel der genannten beiden Dacrydien sind ebenfalls sehr Araucarien ähnlich (cf. *Ginkgo*)! Gleichwohl ist eine Verwechselung mit Araucarieenholz ausgeschlossen, da man zahlreiche Stellen findet, wo die Hoftüpfel entfernt stehen, was sie bei Araucarieen nie tun. Harzparenchym ist vorhanden.

Es bleiben nun noch einige Worte über *Ginkgo* zu sagen. GÖPPERT hatte (1850 S. 53) sie als durch stark aufgebauchte, große Markstrahlzellen charakterisiert; für die fossilen Hölzer dieser

Art wandte er den Namen *Physematopitys* an; auf Grund dieses Merkmals haben auch SCHRÖTER (1880 S. 32 ff, Taf. III, Fig. 27 bis 29) und FELIX (1894 S. 107, Taf. IX, 3) *Ginkgo*-Hölzer bestimmt. Dieses Merkmal ist auch entschieden zutreffend, wie folgende Tabelle zeigt (Zahlen-Höhe mal Breite der Markstrahlzelle, im Tangentialschnitt gemessen):

Ginkgo biloba (älterer Ast) 32/28; 24/24; 28/28; 36/28; 28/28 μ.
» » (jüng. Zweig) 32/20; 28/28; 32/20; 28/20; 20/16 μ.
Thuja orientalis: 16/16; 16/12; 16/12; 20/12; 12/12 μ.
Cupressus pseudosabina: 24/12 (ausnahmsweise hohe Zelle); 20/16; 16/16 μ.

Zur größeren Sicherheit ist aber ergänzend die Benutzung der auch im Frühholz in hervorstechender Weise gekreuzten Hoftüpfelpori anzuraten, wie auch GÖPPERT's Figur (1850 Taf. IX) richtig zeigt, sowie die zahlreichen, dichtgedrängten Markstrahltüpfel mit schräg-linealem Porus, die ein lebhaft an die Araucarien erinnerndes Bild gewähren. Noch größer wird die Araucarienähnlichkeit 1. durch stark gekreuzte Holztüpfelpori, 2. durch die öfters gedrängt stehenden und sich dann abplattenden Hoftüpfel, die zuweilen auch alternieren, und 3. durch die bereits erwähnte bauchige Markstrahlzellenform, die die Araucarien ebenfalls besitzen. [Diese Markstrahlzellenbeschaffenheit zeigt übrigens auch *Cunninghamia* (immer?)]. Alles in Allem ist das *Ginkgo*-Holz eins der Araucarienähnlichsten, das existiert, eine Tatsache, die insofern Beachtung verdient, als ja der araucarioide Bau die Hölzer der älteren geologischen Perioden charakterisiert und *Ginkgo* in seiner Fremdartigkeit gewissermaßen ein herübergerettetes Relict der früher so zahlreichen ginkgoartigen Bäume repräsentiert, deren Holz wohl in früheren Epochen z. T. araucarioiden Charakter gehabt haben wird.

Zusammenfassung.

I. Die Taxaceen zerfallen anatomisch in 2 scharf geschiedene Gruppen:

a) Hölzer mit Spiralverdickung (*Taxus*, *Torreya* und *Cephalotaxus*): *Taxoxylon* UNGER ex p.

b) Hölzer ohne Spiralen, mit podocarpoider bis eiporiger Markstrahltüpfelung.

1. Hölzer mit podocarpoiden (oder araucarioiden) Markstrahltüpfeln,
2. desgl., mit mehr hervortretender Tendenz zur Eiporigkeit,
3. mit mehreren Eiporen pro Kreuzungsfeld (im Frühholz!),

} *Podocarpoxylon* GOTHAN

4. mit einer Eipore pro Kreuzungsfeld (*Ph. Mülleri* SCHENK sp.) } *Phyllocladoxylon* GOTHAN,
5. »Eiporen(?)« unregelmäßig, öfters hoftüpfelartig, aber stark behöft. *Sciadopitys*.

II. *Saxegothaea* hat eine eigentümliche Tüpfelung der Markstrahlhorizontalwände (ähnl. *Abies*), Tangentialwände glatt.

III. *Ginkgo biloba* ist durch sehr große, bauchige Markstrahlzellen und auch im Frühholze auffallend oft gekreuzte Hoftüpfelpori ausgezeichnet (araucarioide Charaktere).

Pityoxylon Kraus.

Die Hölzer dieses Typus, die im Übrigen durch die Abietineentüpfelung (und den Besitz von Quertracheiden, die auch bereits bei einigen *Cedroxyla* [*Cedrus, Tsuga*] auftreten sowie hin und wieder in altem Holz von *Sequoia gigantea*, wo ich sie von ganz ähnlichem Aussehen wie diejenigen von *Picea, Larix* etc. fand, nicht von so abnormem, wie Mayr (l. c. Taf. IX) von *Thuja gigantea* abbildet) sich als Abietineen erweisen, zeichnen sich vornehmlich durch den ständigen Besitz von Harzgängen im Holzkörper (und zwar vornehmlich im Spätholz) vor den übrigen Abietineen aus. Es mag hier gleich bemerkt werden, daß bei den eiporigen *Pinus*-Arten (d. h. denjenigen, die hoflose Markstrahltüpfel im Frühholz[1]) besitzen, sogenannte »Eiporen«) die Stärke der Abietineentüpfelung um so mehr reduziert erscheint, je größer die Eiporen sind; bei den große Eiporen besitzenden *Pinus* (etwa der Sectio *Strobus*) ist diese Tüpfelung kaum noch wahrnehmbar.

Von lebenden Coniferen zeigen diesen Bau die Spezies von *Picea*, *Larix, Pseudotsuga* und *Pinus*[2]), die — soweit ich bis jetzt sehen konnte — entgegen den Autorenangaben von einander holz-

---

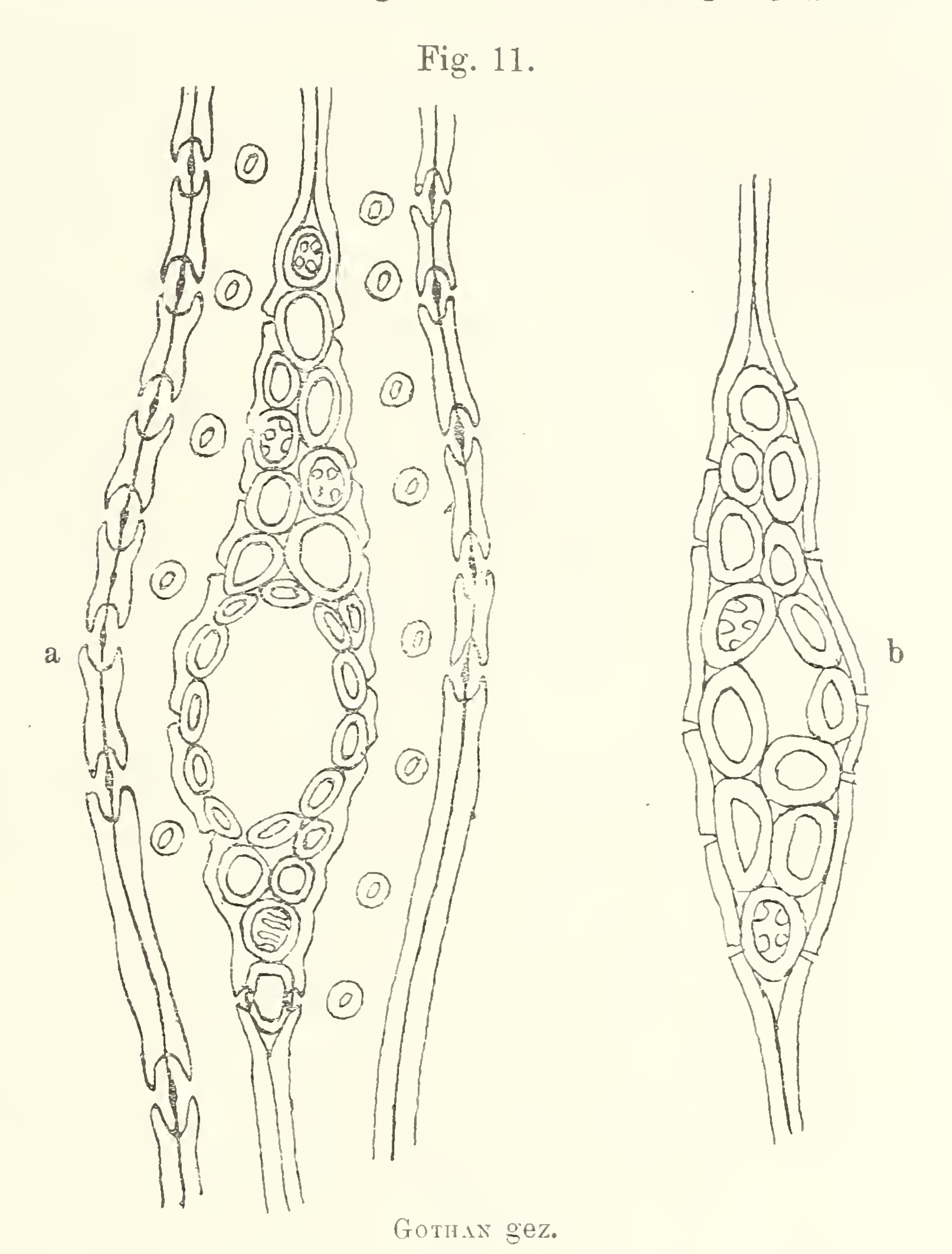
[1]) Hier sei noch einmal bemerkt, daß sich die Beschaffenheit der Markstrahltüpfel nur im typischen Frühholz einwandfrei erkennen läßt.

[2]) Nach Eichler (Nat. Pflanzenfam. II, 1. S. 37) soll auch *Abies firma* ständige Harzgänge besitzen; an Zweigen von verschiedenen Exemplaren habe ich keine sehen können. Nach Kraus (1864, S. 178) soll auch *Abies Pindrow* Spach (*Abies Webbiana β Pindrow* Brandis) welche besitzen; ich habe sie bei dieser Spezies nicht finden können; bei der stellenweise überaus starken Harzparenchymhäufung wie bei *Abies Webbiana α typica* kann es leicht zu abnormen Bildungen kommen. *Abies Webbiana* tendiert stark zu Markfleckbildung, die häufig Harzgangbildung im Gefolge hat. Vielleicht steht es auch mit der Angabe Eichler's über *Abies firma* so: bei *Cedrus* habe ich ebenfalls einmal einen Harzgang gesehen, zweifellos ebenfalls als derähnliche Bildung. Über *Sciadopitys verticillata* cf. S. 56.

anatomisch gut unterscheidbar sind. Für die fossilen Hölzer ist es ein Glück, daß sich die Unterscheidungsmerkmale z. T. am Spätholz erkennen lassen, das meist infolge der Dickwandigkeit der Zellen am besten konserviert ist.

Picea besitzt dickwandig-verholztes Harzgangepithel (Fig. 11),

Fig. 11.



GOTHAN gez.

Harzgangführende Markstrahlen von *Picea*-Arten mit dickwandigem Epithel (390 ×).
a: *P. excelsa*. b: *P. obovata*.

niemals Eiporen, im Spätholz starke spiralige Verdickung (S. 54); Quertracheiden ohne Zacken.

Larix ist ähnlich *Picea* gebaut, hat aber am Ende des Jahrrings (als Endzellen) ständig schmales Holzparenchym. Die Spiralen des Spätholzes sind etwas lockerer; die Markstrahlen sind im älteren Holz stellenweise 2-reihig.

Pseudotsuga ist wie *Larix* gebaut, aber die Spiralverdickung geht hier durch den ganzen Jahrring, wodurch *Ps.* unfehlbar zu erkennen ist. Anfangs glaubte ich, die Spiralen im Frühholz seien sehr schwach, jedoch ist dem nicht so; der Irrtum kam daher, daß ich zunächst nur ein schon lange in Canadabalsam liegendes Präparat benutzen konnte, bei dem die Spiralen infolge der geringen Verschiedenheit der Brechungsexponenten der Membran und des Einbettungsmediums so schlecht sichtbar geworden waren, daß ich sie ohne MAYR's Angabe (die Waldungen Nord-Amerikas, S. 302, Taf. IX) hier überhaupt übersehen hätte. Indeß überzeugte ich mich am frischen Holz, das mir von Herrn Ingenieur O. HÖRICH in Steglitz übergeben wurde, daß die Spiralverdickung fast so stark wie bei *Taxus* ist, sodaß ihre diagnostische Benutzung auch für fossile Hölzer gefordert werden muß. Die Harzgänge scheinen bei *Pseudotsuga* spärlicher zu sein als bei *Picea* und *Larix*; Harzparenchym wie bei *Tsuga*, *Larix*, *Cedrus* etc. (*Larix* zeigt sich in letzterer Hinsicht mit *Cedrus* und *Pseudolarix* verwandt). Nach MAYR (l. c. S. 279, Taf. IX) soll *Pseudotsuga macrocarpa* MAYR auch in den Quertracheiden Spiralverdickung haben. — Ein Merkmal, das *Picea*, *Larix* und *Pseudotsuga* gemein haben, ist das Auftreten zahlreicher Tangentialtüpfel im Spätholz [1]).

Pinus ist ausgezeichnet durch den Besitz dünnwandigen Harzgangepithels, das beim Schneiden sehr leicht zerreißt und bei Vermoderung (auch schon bei bloßer Eintrocknung) oft ganz collabiert (Fig. 12a). Auch wenn vollständig erhalten, bietet es ein ganz anderes Bild, wie der regelmäßige Kranz von verholztem Epithel von *Picea* und ähnlichen (Fig. 12b). Bei den fossilen

---

[1]) Nach dem Gesagten sind die Unterschiede zwischen *Larix* und *Picea* ganz einfach und handgreiflich. BURGERSTEIN (vergl. anat. Untersuch. des Fichten- und Lärchenholzes, Denkschriften d. Akad. d. Wissensch. in Wien, 1893, Bd. IX, S. 395—432) gibt andere Unterscheidungsmerkmale, die ich nicht benutzt habe, weil sie — abgesehen von ihrer Umständlichkeit — zu relativ sind. Das Holzparenchym bei *Larix* (der einzige, der dieses Merkmal verwertet, ist SCHMALHAUSEN (1890, S. 17); bekannt war es schon GÖPPERT (Monograph. d. foss. Conif., S. 48), der es jedoch nicht weiter benutzt hat) hat er offenbar garnicht bemerkt, außerdem verwechselt er Spiralverdickung und Spiralstreifung (cf. S. 54); wenn man alle Coniferenhölzer nach BURGERSTEIN's Methode untersuchen wollte, würde man wohl überhaupt nicht fertig werden.

Hölzern wird sich — ohne besondere Umstände, wie Verharzung etc. — kaum ein *Pinus*-Epithel erhalten können, dagegen um so leichter ein piceoides; man sehe nur einmal Figuren wie bei Glück

Fig. 12.

a u. b: Harzgangführende Markstrahlen von *Pinus silvestris* (390 ×).

c: Typische Zackenzelle einer *Pinus* der Sectio *Pinaster* Mayr (390 ×).

d: Desgleichen Sektion *Taeda* oder *Banksia* Mayr (390 ×).

Gothan gez.

(Eine fossile Fichte aus dem Neckartal, 1902, Taf. VI, Fig. 17, 20) und Schmalhausen (Tertiäre Pflanzen der Insel Neu-Sibirien, 1890, Taf. V, 38) an; ohne Zweifel hat man es hier mit piceoidem Epithel zu tun. Nach Mayr (l. c. S. 427/28, Taf. IX) sollen die

Pinus seiner Sektionen *Parrya*, *Balfouria* und *Sula* [1]) (*P. longifolia*, von der es schon GÖPPERT 1850 behauptet hatte) dickwandiges Harzgangepithel besitzen, wie *Picea* u. s. w. Ich kann das nicht bestätigen; es ist zwar etwas dickwandiger als bei anderen *Pinus*, läßt sich aber mit piceoidem Epithel garnicht vergleichen. Aber selbst, wenn dem so wäre, so wären die *Pinus*-Spezies noch durch zwei Merkmale von *Picea* zu unterscheiden. *Pinus* zeigt niemals Spiralenverdickung im Spätholz oder sonst irgendwo, sondern höchstens Streifung (Vergl. das Kapitel: Spiralstreifung); ferner haben alle *Pinus* im Frühholz Eiporen, die *Picea* und ähnliche nicht, oder nicht in demselben Maße besitzen. Als Eiporen sollen hier alle — wenn auch sonst kleinen — Markstrahltüpfel verstanden sein, die keine Behöfung zeigen. Auch die kleineiporigen *Pinus* (Sectio *Parrya* und *Balfouria* MAYR) lassen sich auf Grund dieses Merkmals allein schon als *Pinus* erkennen. So dürfte auch *Pinus succinifera* CONWENTZ wohl kaum als *Pinus sensu latiore* zu fassen sein; die Eiporigkeit und Beschaffenheit des Harzgangepithels nebst dem Fehlen der Spiralverdickung im Spätholz weist entschieden auf *Pinus s. str.* hin. CONWENTZ (Monographie d. balt. Bernst.-Bäume, S. 62) erklärt zwar die Eiporigkeit für ein relatives Merkmal, man sieht indeß nicht ein, worauf sich dies gründet. Zumal bei der unverkennbar deutlichen Ausprägung der Eiporen bei den Bernsteinbäumen (Vergl. CONWENTZ l. c. T. IX, Fig. 1) darf man die Eiporen nicht als relatives Merkmal bezeichnen.

Ohne hier noch näher auf die weitere Zerlegung der Gattung *Pinus s. str.* einzugehen, die aus der Tabelle zu ersehen ist, mag hier noch auf einige allgemeine Gesichtspunkte hingewiesen sein.

Die *Pinus* mit zackenförmig verdickten Quertracheiden (Sectio *Pinaster*, *Taeda*, *Banksia*, *Pseudostrobus*, *Khasia* MAYR) besitzen, wie es scheint, wenigstens im Stammholz keine Tangentialtüpfel, oder diese sind höchst selten. Die stärksten Zacken zeigen Typen der

---

[1]) Obwohl ich noch nicht alle von MAYR (l. c.) aufgeführten Spezies untersuchen konnte, ist es mir doch zweifellos, daß das nachfolgend Gesagte auch für den Rest zutrifft. Untersucht habe ich *P. Balfouriana*, *aristata*, *edulis*, *monophylla*, *Gerardiana*, *Parryana* und *longifolia*.

Sektionen *Taeda* und *Banksia* (Fig. 12 c u. d), während einige Spezies der Sectio *Pinaster* (auch *Taeda: Pinus Jeffreyi* und *palustris*, und *Sula*: *P. longifolia*) schwache Zacken zeigen, z. B. *Pinus Pinea, Pinaster*, *brutia* und *halepensis*. Diese zeigen zugleich mehrere Eiporen pro Kreuzungsfeld, wie die *Pinus* der Sectio *Taeda* und *Banksia*, sodaß MAYR's u. a. Angabe, daß die *Pinus* der Sectio *Pinaster* sämtlich große (je eine pro Feld) Eiporen besäßen, zu modifizieren ist. Eigentümlich genug ist, daß gerade die *Pinus*, die sich unter den anatomisch von dem Gros abweichenden befindet, zur Benennung der ganzen Section benutzt worden ist. Was die Markstrahltüpfel- und Quertracheiden - Beschaffenheit anbelangt (abgesehen vom Harzgangepithel), so sind *Pinus Pinea*, *halepensis* und *palustris* vielleicht die piceoidesten *Pinus*-Species, die ich sah (da nur im Frühholz die Eiporigkeit typisch hervortritt), jedenfalls ebenso *Picea* ähnlich als die *Pinus* der Sectio *Balfouria* und *Parrya*, deren Holz MAYR fälschlich als mit *Picea* ident bezeichnet. Die Sectionen *Pinaster* und *Taeda* erscheinen, obwohl im Großen und Ganzen auch anatomisch charakterisiert, Übergänge zu besitzen. *Pinus longifolia*, die für MAYR eine Section für sich *(Sula)* bildet und von der schon GÖPPERT behauptet hatte, sie sei wie *Picea* gebaut, hat Markstrahltüpfel ähnlich den Arten der Sectionen *Taeda* und *Banksia* und in den Quertracheiden schwache Zacken, hin und wieder Tangentialtüpfel; sie ist natürlich mit *Picea* u. a. ebenfalls nicht zu verwechseln.

Betreffs der Abietineen-Tüpfelung ist schon S. 60 das Sachverhältnis angedeutet worden; bei den *Pinus* der Sectionen *Balfouria* und *Parrya* mit den kleinsten Eiporen ist sie noch stark und deutlich, bei den taedoiden *Pinus*-Arten (auch den klein-eiporigen *Pinus* der Sectio *Pinaster)* noch *Juniperus*-artig (cf. S. 45), bei den groß-eiporigen Arten der Sectio *Pinaster* und *Strobus* kaum noch wahrnehmbar. Um so deutlicher ist sie bei *Picea*, *Larix* und *Pseudotsuga* ausgebildet, wo sie ganz und gar wie bei den harzganglosen Abietineen erscheint.

Zusammenfassung.

1. Ständige Harzgänge — vertikal und horizontal, in den Markstrahlen verlaufende — besitzen nur die Spezies von *Picea*,

Larix, *Pseudotsuga* und *Pinus*. Bei andern Coniferen — namentlich *Abies*- und *Cedrus*-Arten — kommen sie höchstens als abnormale Bildungen vor.

2. Die vier genannten Genera lassen sich, entgegen der bisherigen Meinung gut von einander trennen, vergl. folgende kurze Tabelle.

A. Ständiges Holzparenchym am Ende jedes Jahrrings; Spiralverdickung stets vorhanden, nur bei Spiralstreifung fehlend. Harzgangepithel dickwandig, verholzt.
   I. Spiralen nur im Spätholz. *Larix*.
   II. Spiralen im ganzen Jahresring. *Pseudotsuga*.

B. Ständiges Holzparenchym am Ende des Jahrrings fehlend.
   I. Stets Spiralverdickung im Spätholz. Niemals Eiporen; Harzgangepithel wie bei A. *Picea*.
   II. Spiralverdickung im Spätholz stets fehlend. Stets ± große Eiporen (im Frühholz!). Harzgangepithel dünnwandig, nur zuweilen etwas dickwandiger. *Pinus*.

3. *Pinus succinifera* CONW. ist eine *Pinus* s. str.

Schlußbemerkung.

Die aus dem bisher Gesagten sich ergebende Neueinteilung der fossilen Gymnospermenhölzer ist auf der kleineren Tabelle II zusammengestellt. Zur Orientierung über die Verhältnisse bei den lebenden Gymnospermen benutze man die große Tabelle I. Wie bereits mehrfach im Text betont, sind zum Teil andere Merkmale, als die früheren Autoren angewandt haben, zur Klassifikation benutzt worden, wie z. B. die Abietineentüpfelung als einzig natürliches Merkmal zur Zusammenfassung aller Abietineen, von denen bisher der harzganglose Teil holzanatomisch näher an die Cupressineen als an die übrigen Abietineen gerückt schien. Mag zwar infolge der vielleicht größeren Subtilität dieses und anderer Merkmale ein größerer Teil der fossilen Hölzer als nicht näher bestimmbar bezeichnet werden müssen, so darf dieser Umstand doch nicht den Beweggrund abgeben, die wirklich natürlichen Merkmale nicht zur Bestimmung verwenden zu wollen.

Die Spiralstreifung des Gymnospermenholzes.

I. Allgemeines.

Der »Spiralstreifung« im Spätholz der Coniferen ist von KRAUS (zur Diagnostik des Coniferenholzes, 1882, S. 26—28, auch 1892, S. 71—95) eine kurze Besprechung gewidmet werden, bei der er ihr jeden diagnostischen Wert abspricht, und dies, wie wir sehen werden, mit Recht. Seine Annahme indeß, daß dieselbe ohne Regel sporadisch bald hier, bald dort unberechenbar auftritt, ist unrichtig, wie das Folgende erweisen wird.

Es ist zunächst zu bemerken, wie auch KRAUS (l. c.) und SCHENK (Paläophytologie, S. 859) betonen, daß die sogenannte »Spiralstreifung«, die stets linksläufig und stark aufwärts geneigt ist (ca. 25^0 gegen die vertikale Zellwand) mit den Spiralen von *Taxus* und Verwandten (*Torreya* und *Cephalotaxus*) durchaus nichts gemein hat und sich von diesen, äußerlich schon durch ihren stark vertikalen Verlauf unterscheidet. Mit den *Taxus*-Spiralen ist dagegen nahe verwandt die »spiralige Faltung der Tertiärmembran« (wie SCHENK es nennt) bei Hölzern mit *Picea*-ähnlichem Bau (also *Picea*, *Larix* und *Pseudotsuga*), die ebenfalls horizontal verläuft, sich aber von der *Taxus*-Verdickung dadurch unterscheidet, daß sie (außer bei *Pseudotsuga*) im Frühholz fehlt, am typischsten im Spätholz vorhanden ist und daß sich die einzelnen Verdickungsspiralen nach dem Frühholz zu wenig von einander entfernen, wogegen die Taxaceen-Spiralen — deren Gesamtbild in den letzten Spätzellen des Jahrringes dem *Picea*-Typus recht ähnlich werden kann — auch im Frühholz vorhanden sind, hier jedoch — infolge des Längenwachstums — erheblich weit auseinandergezogen er-

scheinen. Trotz dieser kaum übersehbaren Unterschiede sind die »Verdickungsspiralen« oft genug mit der Spiralstreifung verwechselt worden und werden — namentlich die *Picea*-Spiralen — immer wieder damit verwechselt. Diesen Vorwurf kann man leider auch der Arbeit von BURGERSTEIN (vergl. anatom. Untersuchungen des Fichten- und Lärchenholzes. Denkschr. d. Wiener Akademie, Bd. 60, 1893, S. 395—432) nicht ersparen; es ist nicht möglich, aus der Arbeit zu entnehmen, ob der Autor in dem einzelnen Falle Spiralverdickung oder Spiralstreifung (beide kommen bei diesen Hölzern vor! vergl. S. 61) meint; wenn er gegen KLEEBERG (l. c., S. 683) behauptet, von einer »schraubigen Verdickung« hätte er niemals eine Spur wahrgenommen, so ist damit wohl erwiesen, daß er die Verdickungen mit der Streifung verwechselt oder beide für dasselbe hält, da die »schraubige Verdickung« gerade ein Charakteristikum der Hölzer vom *Picea*-Bau ist, das ich noch bei keinem derselben vermißt habe. Es ist natürlich, daß ich bei dieser Sachlage die Angaben BURGERSTEIN's über das Vorkommen der Streifung nicht benutzen konnte.

Auch DIPPEL ist sich über diese Verhältnisse nicht klar geworden. Microscop. II, S. 187—188 (Fig. 117) spricht er die Spiralen der Fichte richtig als Verdickung an, S. 257 bildet er (Fig. 167, V) dasselbe ab, erklärt es aber für »spiralige Streifung«. Seite 424 erklärt er (betr.: spiralige Verdickungsform): »Besonders schön findet sich diese Struktur in den Herbstholzzellen der Fichte, abnorm verdickten Partien des Holzes der Äste der Kiefer und der *Wellingtonia*«; bei den letzten beiden kommt indeß nur Spiralstreifung vor.

Auch die Taxaceenspiralen sind oft genug mit der Streifung verwechselt worden oder vielmehr diese mit jener, sodaß eine größere Anzahl gestreifter Hölzer als Taxaceen bestimmt worden sind; diese Verhältnisse hat bereits KRAUS (Kritik fossiler Taxaceen-Hölzer 1892, S. 71—75, 1. Tafel) klargelegt und gezeigt, daß von all den *Taxoxyla* und *Taxites* nur *Taxites scalariformis* GÖPP. einer Taxacee angehört, eine Ansicht, der man nach der Abbildung GÖPPERT's wohl beistimmen kann. Solchen Verwechselungen verdanken auch RENAULT's *Taxoxylon ginkgoides* (Cours de bot. foss.

IV, S. 163) und GRAND EURY's *T. stephanense* (Bass. houill. d. Gard, S. 317) [beide paläozoisch!] ihren Ursprung, die nichts anderes als spiralgestreifte Araucariten sein können! Nicht anders wird es wohl auch mit den versteinten Stämmen sein, die DARWIN in seiner »Reise eines Naturforschers um die Welt« (übersetzt von CARUS 1875, S. 381) erwähnt und von denen ROBERT BROWN sagte, daß das Holz »zur Familie der Fichten gehört, etwas vom Charakter der Familie der Araucarien hat, aber mit einigen merkwürdigen verwandtschaftlichen Beziehungen zur Eibe«.

Hier mag gleich noch die rätselhafte *Spiropitys Zobeliana* erwähnt werden (Monogr. d. foss. Conif. 1850, S. 247, t. 51, 4—6), bei der GÖPPERT spiralig gestreifte Markstrahlzellen angibt; KRAUS (l. c. 1892, S. 74) meint, daß die von GÖPPERT gesehene und abgebildete Streifung der Hydrostereidenwand angehört habe, und hierin kann man ihm nur beipflichten; jedenfalls wären spiralgestreifte parenchymatische Markstrahlzellen — denn nur solche bildet GÖPPERT ab — etwas Außerordentliches. Anders wäre es vielleicht, wenn die gestreiften Zellen Quertracheiden wären, in welchen MAYR (Die Waldungen Nord-Amerikas, 1890, S. 279, Taf. IX) bei *Pseudotsuga macrocarpa* (das einzige überhaupt bekannte Vorkommen) Spiralverdickung angibt (diese Spezies hätte also in den Quer- und Längs-Tracheiden Spiralenverdickung). An *Pseudotsuga* ist jedoch nach den abgebildeten »Eiporen« der Markstrahlen gar nicht zu denken, überdies bildet GÖPPERT gar keine Quertracheiden ab. Die *Spiropitys* ist wohl weiter nichts als eine *Pinus* der Sektion *Pinaster* oder *Strobus-Cembra*, nicht wie KRAUS merkwürdigerweise angibt, ein *Cupressinoxylon*. —

Die Umstände, die mich veranlaßten, der Spiralstreifung eine eingehendere Untersuchung zu widmen, ergaben sich bei der Untersuchung von Braunkohlenhölzern des Senftenberger Reviers; die dort noch zum Teil in situ anstehenden Stümpfe werden bekanntlich als von *Taxodium distichum* abstammend bezeichnet wegen der zahlreichen Vorkommnisse von *Taxodium*-Zweigen in den hangenden Schichten und der Ähnlichkeit der ganzen Formation mit den nordamerikanischen Swamps [vergl. H. POTONIÉ, Jahrbuch der Königlich Preußischen Geologischen Landesanstalt für 1895 (er-

schienen 1896)]. Der bei weitem größte Teil derselben — offenbar von den Stümpfen herrührend — zeigt das Charakteristikum des Wurzelholzes, nämlich Fehlen der mittleren Jahrringsschicht, ohne indes wirklich Wurzelholz zu sein (vergl. S. 18). Es folgt hieraus die gänzliche Verwerflichkeit der bisher befolgten Methode, alle derartig gebauten Hölzer als »Wurzelhölzer« zu bestimmen, da dieser Bau noch eine beträchtliche Strecke in den Stamm hinaufreicht. Kann man sich also nicht das Zentrum des Holzes verschaffen oder nach dem Äußeren eine Stütze über die Natur des Holzes erlangen (was wohl selten möglich sein wird), so ist eine Entscheidung unmöglich. Immerhin mag aber der Ausdruck »Wurzelholzbau« als kurze Bezeichnung für diese Art der Jahrringausbildung bestehen bleiben. Wie dieser dann zu verstehen ist, ergibt sich aus dem Vorigen. (Vergl. GOTHAN, Nat. Wochenschr. 1904, No. 55, S. 382—384.)

Bei den genannten »*Taxodium*«-Stümpfen fiel mir nun das gänzliche Fehlen der Spiralstreifung auf. Es mußte dies um so mehr Wunder nehmen, als *Taxodium distichum* (incl. var. *microphyllum*) nach meinen Beobachtungen eine außerordentlich starke Spiralstreifung der Spätzellen besitzt, vielleicht von allen Coniferen die stärkste. Die Annahme, daß bei den Baumstümpfen die Streifung durch Quellung, Maceration[1]) oder dergl. verschwunden sei, erschien mir um so weniger gerechtfertigt, als die Streifung bei zahlreichen fossilen Hölzern sich sehr schön findet und die Bedingungen, denen die Hölzer bei dem Vermoderungsprozeß ausgesetzt waren, eher dazu angetan scheinen, die Streifung nach Art gewisser chemischer Reagentien zu verdeutlichen als zu verwischen. Wenn ich mir nun auch nicht verhehlte, daß die in Frage stehenden Hölzer Wurzelholzbau aufwiesen und die Streifung in diesem nach CONWENTZ (Monogr. d. balt. Bernsteinb. 1890, S. 43) zu fehlen scheint, so war für mich die Sache doch so wenig geklärt, daß ich mich entschloß, ihr auf den Grund zu gehen.

Ein weiterer Grund hierzu war für mich, daß ich damals glaubte, in der Spiralstreifung ein Unterscheidungsmerkmal zwischen *Sequoia*

---

[1]) Vergl. VATER, Zeitschr. d. d. Geol. Ges. 1884. Bd. XXXVI, S. 818, Fußnote.

und *Taxodium* vor mir zu haben, indem mir bei ersterer die Streifung zu fehlen schien (DIPPEL's Angabe, Mikroskop. II, 1897, S. 424) der von *Wellingtonia (= Sequoia)* Streifung angibt, bemerkte ich leider erst nach Beendigung der folgenden Untersuchungen). In dieser Meinung konnten mich die Angaben der Xylopaläontologen nur bestärken. SCHRÖTER (Foss. Hölzer aus der arkt. Zone 1880, S. 17 seq.) gibt an, daß *Sequoia* von anderen *Cupressinoxyla* (»außer durch stets nur in einer Horizontalreihe stehende Markstrahltüpfel«, eine irrtümliche Annahme, wie bereits SCHENK (loc. cit., S. 861) bemerkt) »durch stetes Fehlen der Spiralstreifung und des lang-schwanzförmig ausgezogenen inneren Tüpfelkonturs« (l. c., S. 30) verschieden sei. BEUST (Untersuch. über fossile Hölzer aus Grönland 1884) gibt auf Tabelle III für *Taxodium* die Streifung als »deutlich«, für *Sequoia* als »fehlend« an. VATER (l. c., S. 814) äußert sich ähnlich: »Bei näherer Untersuchung erwies sich das Holz von *Taxodium distichum* (vielleicht mit Ausnahme zarter (?) Spiralstreifung der Tracheiden mit demjenigen von *Sequoia gigantea* vollkommen identisch«. Nur SCHMALHAUSEN, der auch *Taxodium* und *Sequoia* verglich (Beitr. z. Tertiärfl. Südwest-Rußlands 1883, S. 42) gibt *Sequoia gigantea* als »sehr schwach gestreift« an. Diese Angaben nebst meinen eigenen Beobachtungen, die zunächst das Gleiche ergaben, waren geeignet, eine weitere Prüfung dieses Diagnostikums — ein solches glaubte ich ja vor mir zu haben — lohnend erscheinen zu lassen, da namentlich unter den *Cupressinoxyla* die Diagnostika so sehr spärlich sind.

II. Vorkommen der Spiralstreifung im einzelnen Jahresring.

Die Untersuchungen der Nicht-Paläobotaniker über diesen Gegenstand sind vornehmlich an der vielbenutzten *Pinus silvestris* ausgeführt (vergl. insbesondere DIPPEL, Mikroskop. II. Teil, S. 148 bis 165, wo auch die Literatur der Botaniker hierüber zusammengetragen ist). DIPPEL empfiehlt, zur Untersuchung die »rotgefärbten Stellen von Ästen der Kiefer« zu verwenden, wo in der Tat die Streifung sehr schön entwickelt ist und dies, wie wir noch sehen werden, auch sein muß. KRAUS (1882, S. 27) gibt im allge-

meinen das Auftreten der Spiralstreifung als sehr sporadisch an, findet jedoch, sowohl bei *Pinus silvestris* als auch bei *P. Strobus* in den inneren Jahrringen die Streifung häufiger als in den äußeren, in denen sie nur höchst zerstreut und wenig ausgeprägt vorkomme. CONWENTZ (l. c. S. 43) gibt, wie schon oben (S. 70) bemerkt, sie für das Wurzelholz (besser »Holz von Wurzelholzbau«) als fehlend an. Wie sich diese Angaben mit den Resultaten der folgenden Untersuchungen vereinen, werden wir später sehen.

Was zunächst das Vorkommen der Streifung im einzelnen Jahrring selbst angeht, so ist die landläufige Angabe, daß sie sich im Spätholz finde, nur teilweise richtig. Der Träger der am stärksten ausgebildeten Streifung ist die Mittelschicht des Jahrringes, also diejenige Schicht, die aus im Querschnitt mehr polygonalen, betreffs des Grades der Wandverdickung meist zwischen den Grenzzellen und Frühzellen des Jahrringes die Mitte haltenden Zellen besteht. Dieses Verhältnis tritt um so deutlicher hervor, je ausgedehnter die Mittelschicht des Jahrringes ist.

Ist diese Angabe richtig, so wird man bei Wurzelholzbau a priori das Fehlen der Streifung annehmen können, da diesem die mittlere Jahrringschicht fehlt. Daher habe ich sie denn auch bei einer Wurzel von *Taxodium*, das sonst so stark gestreift ist, vergebens gesucht; es wurde nunmehr auch klar, daß die Senftenberger Braunkohlenhölzer (S. 70), als von Wurzelholzbau, keine Streifung zeigen konnten. Die Angabe von CONWENTZ stimmt hiermit ebenfalls vollständig überein.

Weiterhin leuchtet ein, daß, da im Astholz die Mittelschicht des Jahrringes ihre bedeutendste Ausbildung erreicht, ja stellenweise unter Unterdrückung der Jahrringabgrenzung ± allein vorhanden ist, hier die Streifung ihre beste und schönste Ausbildung besitzen wird. Dies kommt dem Beobachter zuweilen recht unangenehm zum Bewußtsein, da man von seltenen Coniferen häufig genug zur Untersuchung nur kleine Zweigstücke erhalten kann, bei denen öfters kaum einige Zellen ungestreift sind, wodurch namentlich die richtige Struktur der Markstrahltüpfel oft bis zur

Unkenntlichkeit verändert wird (vergl. S. 49). Hier hilft allerdings ein Umstand, der später besprochen werden wird.

Nach Kny (Anatomie des Holzes von *Pinus silvestris*, S. 204) nehmen die äußeren Jahrringe oft Wurzelholzbau an, und so wird aus diesem Grunde die Streifung hier weniger hervortreten oder fehlen. Zur Untersuchung nimmt man am besten dickes Astholz (namentlich *Taxodium distichum* ist ganz ausgezeichnet); in zweifelhaften Fällen schafft ja der Querschnitt über die Zusammensetzung des Jahrringes leicht Gewißheit.

III. Vorkommen der Streifung im Holzkörper.

Sieht man sich nicht zu junges Stammholz von *Juniperus occidentalis* auf einer radialen Durchschnittsfläche mit bloßem Auge an, so bemerkt man 3 von einander verschiedene Schichten: Der breite Splint erscheint ziemlich hell, von weißer Farbe, nach innen folgt eine dunklere bräunlich gefärbte Zone, die das rotgefärbte, eigentliche Kernholz umgibt. Nimmt man nun aus dem äußersten Splint und dem roten Kern je einen Radialschnitt, so beobachtet man unter dem Mikroskop, daß dem Splintstück die Spiralstreifung fehlt, im Kern dagegen in ausgezeichneter Weise vorhanden ist. Nimmt man weiterhin einen Schnitt aus der Übergangszone zwischen der zweiten (bräunlichen) Schicht und dem weißen Splint, so bemerkt man hier (meist) ebenfalls Spiralstreifung, erkennt jedoch leicht, daß sie nicht so stark ist, wie im Kern, daß man also ein Übergangstadium zwischen dem ungestreiften Splint und dem stark gestreiften Kern vor sich hat.

Bei anderen Objekten zeigen sich dieselben Verhältnisse, so z. B. bei *Thuja gigantea*, *Chamaecyparis Lawsoniana*, *Pinus silvestris*, *Larix europaea*, *Juniperus* Spezies diversae, u. a.; bei *Taxodium* liegen die Verhältnisse im Prinzip ebenso, nur ist hier zu beachten, daß dieses meist ein außerordentlich starkes Kernholz besitzt, und die Streifung hier auch im »Splint« öfters ziemlich stark zu Tage tritt (wenigstens war es bei den von mir benutzten dicken Aststücken so). Aber auch hier gelingt es unschwer, aus dem Splint streifungsfreie Schnitte zu erlangen, während der Kern

stets gestreift ist und zwar weit stärker als etwa schon gestreifte Splintpartieen.

Bekanntlich besitzen nun die verschiedenen Coniferenspezies sehr verschiedene Neigung zur Verkernung; so z. B. verkernen viele *Picea* und *Abies* (besonders *P. excelsa* und *Abies alba*) schwerer als *Larix;* bei keinem einzigen der untersuchten Stücke von *Abies alba*, von denen das dickste ca. 7 cm Durchmesser aufwies, war eine Spur Spiralstreifung zu entdecken, während z. B. bei *Cedrus Deodara* dieselbe bei einem ganz jungen (ca. 3—4-jährigen) Zweig vorzüglich ausgebildet war (so auch bei *Cunninghamia sinensis*, *Frenela* sp., *Widdringtonia* u. anderen). Bei der genannten *Cedrus Deodara* lag die Sache noch etwas anders. Auf der Radial-Spaltfläche sah man deutlich, daß die eine Hälfte des Holzkörpers deutlich gelb gefärbt war, die auf der andern Seite des Marks ganz weiß war. Beim Schneiden merkte man einen Unterschied ebenfalls, in dem sich die gelbe Partie schlechter schnitt (wie etwa verharztes Kernholz) als die weiße splintige. Die gelbe (breitere, wohl geotropisch geförderte) Unterseite zeigte allenthalben starke Spiralstreifung, die der weißen, splintigen, schmaleren Seite fehlte. Ein Gleiches konnte ich noch an andern Zweigstücken konstatieren, und der geübte Beobachter ist eigentlich ohne weiteres im Stande, auf diese Weise jeweils die Spiralstreifung im Holz vorherzusagen auf bloß makroskopisches Aussehen — vorausgesetzt, daß die Mittelschicht des Jahrrings in hinreichender Weise vorhanden ist. Der Vermutung, daß die gelb gefärbte Seite des Zweiges als verkerntes Holz zu betrachten ist, steht nichts im Wege; analog verhält sich das Rot- und Weißholz der Kiefer, soweit ich dies bisher habe untersuchen können; das typisch rote Kernholz von Kieferzweigen ist jedenfalls immer gestreift.

Bei den Hölzern von *Picea*-Holzbau, die im Spätholz die S. 62 erwähnte eigentümliche Spiralverdickung besitzen, habe ich Streifung an *Larix decidua*, *Picea polita* und *excelsa*, *Pseudotsuga* und vielen anderen gesehen; die Streifung tritt hier nun bemerkenswerter Weise nicht an den spiralverdickten Zellen auf, sondern da, wo diese fehlt; (wenn diese vorhanden ist, an den Übergangszellen zwischen Frühschicht und Mittelschicht des Jahresringes);

nie treten Streifung und Verdickung an derselben Zelle auf[1]). Dasselbe ist bei *Taxus baccata* der Fall, dessen Spiralen mit den der piceoiden Hölzer verwandt sind; hier treten die Spiralen in allen Zellen auf und es war überhaupt keine Spiralstreifung zu sehen, obwohl hier die Kernholzbildung so stark hervortritt (vergl. S. 53, Fußnote).

Nach diesem Befund kann kein Zweifel obwalten, daß die Spiralstreifung eine Eigentümlichkeit des verkernten Holzes (der Ausdruck: »Kernholz« als rein topographisch soll hier absichtlich vermieden werden) darstellt und an das Auftreten der Verkernung gebunden ist. Hierbei ist es gleichgültig, wo die Verkernung eintritt, ob, wie meist, im Zentrum oder an der Unterseite von Zweigen u. s. w.

Vergleicht man mit diesem überraschenden Resultat die wenigen brauchbaren Angaben über das Vorkommen der Streifung, so zeigen sich diese dem Gefundenen durchaus entsprechend. Dippel (l. c. S. 150) nahm für seine Untersuchungen »rotgefärbte Stellen der Äste von *Pinus silvestris*«, d. h. Holz, das man mit Fug und Recht als »verkernt« bezeichnen kann. Die Angaben von Kraus (S. 71) über die Verhältnisse bei *Pinus Strobus* und *silvestris* passen ebenfalls ganz in unsern Befund. —

Nachdem das Vorkommen der Spiralstreifung in dieser Weise klargelegt war, gelang es auch, an *Sequoia* die Streifung aufzufinden. Diese neigt nicht so stark zu Verkernung wie das nahe verwandte *Taxodium distichum*, und so gelang es nur bei aufmerksamem Suchen, an einem 3 cm dicken Holzstück von *Sequoia gigantea* an einer Stelle in der Nähe des Marks eine leichte Bräunung aufzufinden, die wie beginnende Verkernung[2])

---

[1]) Um in Zukunft Verwechslungen beider vorzubeugen, sei noch einmal das Folgende bemerkt. Bei der Streifung, die stark vertikal verläuft, liegen die Längsachsen der schrägelliptischen Hoftüpfelpori in der Richtung der Streifen; bei der mehr horizontalen Verdickung sind jene deutlich mehr vertikal als die Spiralen; im ersteren Falle sind die Pori zudem in der Streifungsrichtung »lang-ausgezogen«, im letzteren nicht. (Ähnlich drückt sich Strasburger, Bau und Wachstum der Zellhäute, S. 56, aus).

[2]) Es ist selbstverständlich, daß nicht jede Bräunung resp. Andersfärbung als Verkernung anzusprechen ist; oft sind es stark harzhaltige Stellen, oft sonst irgendwie gefärbte Zonen.

aussah; unter dem Mikroskop zeigten davon entnommene Schnitte den Beginn der Spiralstreifungsbildung. Daß *Sequoia* Streifung zeigen müßte, war für mich nach der Erkenntnis der hier vorwaltenden Verhältnisse sicher, zumal MAYR (Die Waldungen Nordamerikas 1890, S. 343) für *Sequoia* ein schönes, rotes Kernholz angibt; es handelte sich nur noch darum, diese auch zu sehen. DIPPEL (Mikroskop II. Teil S. 424) gibt dieselbe auch an, was ich leider erst später bemerkte (cf. S. 71). —

Aus dem Umstande, daß die Spiralstreifung eine Eigentümlichkeit verkernten Holzes darstellt, dem Splint aber fehlt, erhellt ferner, daß sie, da das Kernholz eine sekundäre Bildung ist, ebenfalls eine solche sein muß. Mit dieser Erkenntnis fallen alle diejenigen Theorien, die die Streifung als Verdickungsbänder, d. h. vom Cambium angelegte Zellwandverdickungen ansprechen, wie es die Spiralen von *Taxus* und *Picea* sind; denn wie sollte man sich vorstellen, daß, wo die »Verdickungsbänder« im Splint, wo wenigstens noch die Markstrahlzellen lebend sind, nicht angelegt werden, dieselben in dem gänzlich toten, trockenen Kernholz entstünden?

Im Folgenden werden die einzelnen Theorien über die Streifung besprochen und versucht werden, die Entstehung der Streifung zu erklären.

IV. Wesen und Entstehung der Spiralstreifung.

Die Untersuchungen über diesen Gegenstand reichen weit zurück; frühere Forscher waren der Ansicht, die Pflanzenmembran sei aus spiralig angeordneten Primitivfasern zusammengesetzt. Diese Auffassung findet sich schon bei GREW (Anatomie of plants; nach SCHACHT, Beiträge z. Anat. u. Physiol. d. Gewächse 1854, S. 222), dann bei MEYEN (Pflanzenphysiologie 1837, Bd. I. S. 19) und SCHLEIDEN (Flora 1839, S. 341, 342), später bei AGARDH (1852) und KRÜGER (1854). MOHL (Über d. Zusammensetzung d. Zellmembran aus Fasern, Bot. Ztg. 1853, 43 u. 44 Stck.) erkannte, daß die Streifung sich nach gehöriger Aufweichung der Membran durch mechanische Einwirkungen hervorrufen läßt. Er erklärt dieselbe für Risse, die immer in einer gewissen Richtung

aufträten, und »die Andeutungen von einer ungleichförmigen, nach der Richtung einer Spirale geordneten Anordnung der Moleküle der Zellmembran« seien.

Nägeli (Über den inneren Bau vegetab. Zellmembranen, Sitzgs.-Ber. d. Königl. bayer. Akad. d. Wiss. 1864, Bd. I, S. 282 seq.) erklärte die Streifung entstanden durch Wechsel des Wassergehalts, ähnlich wie er dies für die Schichtung der Stärkekörner annahm, eine Ansicht, die auch Hofmeister und Sachs vertraten. Nägeli nahm auch irrtümlich an, die sich kreuzenden Streifungen gehörten einer und derselben Zellwand — ja sogar derselben Membranschicht — an, was für die Koniferenholzzellen weder in der ersten noch in der zweiten Form zutrifft, wie dies auch von Correns (Zur Kenntnis d. inn. Struktur d. vegetab. Zellmembranen. Pringsheim's Jahrb. 1892, S. 254—338) und Dippel (Mikroskop. II, 2. Aufl., S. 162) hervorgehoben wird[1]).

Wigand (Über die feinste Struktur u. s. w. Marburg 1856) leitet die Streifung nach Nägeli (l. c. S. 286) bald »von einer Faltung oder wellenförmigen Biegung der Membran, in anderen Fällen von einer chemischen Differenz des Zellstoffs ab«. Schacht (l. c. S. 221 seq.) spricht die Streifung als Wandverdickung an, eine Ansicht, mit der u. a. auch noch Dippel 1898 (Mikroskop II, S. 150 seq.) im Ganzen übereinstimmt; S. 165 erklärt er, daß wir »in den dunkleren Streifen die unverdickten Stellen der Membran zu erblicken haben, welche nahe bis an die primäre Zellwand — die innerste dichte Schichtlamelle liegt noch dazwischen —, niemals aber über diese hinausreichen.« Die hellen Streifen sind nach ihm die verdickten Stellen der Membran. Correns (l. c.) erklärt die Streifung durch Wellung des Innenhäutchens der Zellmembran entstanden (l. c. S. 321); die von diesen Rillen

---

1) Wenn Conwentz (Monographie d. balt. Bernsteinb. 1890, S. 43) meint, daß die Koniferenhydrostereiden (wie es z. B. die Bastfasern von Asclepiadaceen und Apocynaceen in der Tat zeigen) in der Membran zwei sich kreuzende Streifungssysteme besitzen (deren eines bei den Bernsteinbäumen nach seiner Meinung verschwunden ist), so ist das wohl kaum richtig; niemand hat bisher bei diesen Zellen dies beobachtet, auch Schwendener (Sitzgs-Ber. d. Akad. d. Wiss. in Berlin, XXXIV, 1887, S. 668 seq.) nicht, auf dessen Arbeit er sich beruft.

nach innen laufenden schwarzen Streifen hält er (l. c. S. 325) für eine Folge verschiedenen Wassergehalts der Membran, so daß sich seine Ansicht z. T. mit DIPPEL, z. T. mit NÄGELI deckt.

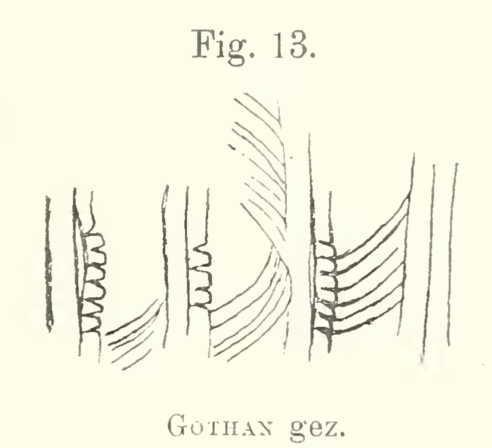
Bei DE BARY (vergl. Anatomie) findet man über die Streifung nichts; HABERLANDT (Physiol. Pflanzenanat. 3. Aufl. 1904, S. 37) erklärt die Koniferenstreifung mit den meisten Autoren für Verdickung; STRASSBURGER (Über den Bau u. d. Wachstum d. Zellhäute 1882, S. 65) faßt die Streifung als eine schraubige Verdickung auf, deren einzelne Schraubenbänder einander bis zum Kontakt genähert seien; diese »Kontaktflächen« seien die dunklen Linien der Streifung. Die Ansicht WIESNER's (Organisation der Zellhaut. Sitzgs.-Ber. d. Königl. Akad. d. Wiss. in Wien, 1886, S. 71), der die Streifung auf das Vorhandensein von mit Wasser gefüllten Hohlräumen in der lebenden, mit Luft gefüllten in der trockenen Zellwand zurückführt, hat bereits CORRENS (l. c. S. 319) als irrig zurückgewiesen.

Im Folgenden soll nun versucht werden, die Streifungsfrage in befriedigender Weise zu lösen; die Frage, ob — was wahrscheinlich ist — sich die Streifung bei den Bastzellen der Asclepiadaceen, Apocynaceen und analogen Objekten ähnlich verhält, muß hier unerörtert bleiben, da eine solche Untersuchung über den Rahmen der vorliegenden Arbeit zu weit hinausgehen würde und es mir eigentlich nur darauf ankam, den diagnostischen Wert der Streifung zu prüfen.

Zunächst ist zu bemerken, daß die so vielbenutzte *Pinus silvestris* durchaus nicht das günstigste Objekt für solche Untersuchungen darbietet, daß vielmehr *Taxodium distichum* (wenigstens als Astholz) entschieden vorzuziehen ist, von dem schon H. v. MOHL (l. c. S. 774) eine »grobe spiralige Streifung« angibt; VATER's (l. c. S. 818) »zarte Streifung« ist wohl nur relativ zu verstehen, ich selbst muß sie als die gröbste von allen Koniferenhölzern bezeichnen. Fertigt man aus dem Kern eines Holzstücks von *Taxodium* einen dünnen Radialschnitt und sucht sich hier eine Stelle heraus, wo der Schnitt nur eine halbe Zelle dick ist, so zwar, daß die behaltene Wand der längshalbierten Zelle nach unten liegt, so überzeugt man sich unschwer (Fig. 13), daß die Zellmembran hier bis oder

fast bis auf die Mittellamelle, niemals über diese hinaus, aufgerissen ist und wie zerschlitzt aussieht; man sieht ferner, daß die »dunklen Streifen« der Streifung je von einem der Risse ihren Ursprung nehmen, die »hellen Streifen« den zwischen den Rissen stehenden Membranstreifen entsprechen. Schon bei der angegebenen (390 mal), relativ schwachen Vergrößerung (DIPPEL hat bei *Pinus silvestris* 2000-fache angewandt!) sieht man ohne weitere Präparation — man beobachtet vorteilhaft in Luft — dies Verhältnis ganz deutlich. Es ist klar, daß, je »feiner« die Streifung ist, die Erkennung dieses Sachverhalts immer schwieriger wird. Bei beginnender Rißbildung (die, weil die Mittellamelle niemals affiziert wird, von dem Innenhäutchen der Zellmembran ihren Ursprung nimmt) werden zunächst nur »Rillen« mit davon nach der Mittellamelle gehenden »schwarzen Streifen« (CORRENS[1]) sich zeigen; diese »schwarzen Streifen« können zugleich nichts anderes sein als STRASSBURGER's »Kontaktflächen«.

Fig. 13.



GOTHAN gez.

Spiralgestreifte Hydrostereïden aus verkerntem Astholz von *Taxodium distichum* (390 ×).

Die große Feinheit der Streifung in den Entstehungsstadien, die eine mikroskopische Auflösung kaum zuläßt, veranlaßte wohl NÄGELI, sie als gebildet durch Schichten verschiedenen Wassergehalts zu erklären; er erklärt es (l. c. S. 307) für gleichgültig, ob die Membran nach diesen Schichten aufrisse oder nicht; dieses war von seinem Standpunkt auch ganz konsequent, da eine solche Beschaffenheit der Membran ganz wohl Kohäsionsminima mit sich

[1]) Dieser erklärt übrigens (l. c. S. 329), daß für ihn die Entstehung der Streifung »völlig in Dunkel gehüllt« sei.

bringen konnte, die dann bei gewaltsamen Eingriffen in der bekannten Weise eine Zerfaserung der Membran bewirkten; daß jedoch innerhalb des Holzkörpers ohne wahrnehmbare Eingriffe eine solche einträte, hat er nicht gemeint. Mit der Tatsache, daß die Streifung dem verkernten Holz eigentümlich ist, fällt seine Annahme, da garnicht einzusehen ist, weshalb die Streifung nur in dem trockenen Kern, nicht aber in dem ja noch imbibierten Splint auftreten soll, welcher sie dann erst recht zeigen müßte. Dieser Ansicht war auch Nägeli selbst, wie aus seiner Bemerkung (l. c. S. 299) hervorgeht, wonach »die Streifung beim Eintrocknen mehr oder weniger verloren geht«; dem kann man nun ganz und gar nicht beipflichten, wie schon oben bemerkt wurde und wie auch Dippel (l. c.) durch die Untersuchung gestreifter Zellen in verschieden lichtbrechenden Medien dargetan hat.

Wenn wir nun annehmen, daß, wie S. 79 gesagt, die Streifung nichts anderes als eine mehr oder minder starke Rißbildung in der Zellwand darstellt, so werden wir zu einer Erklärung der Entstehung dieser Risse im Holzkörper am leichtesten kommen, wenn wir uns fragen: Wie können wir eine solche Rißbildung an Zellen erzeugen, die sie noch nicht besitzen? Auf diese Frage gibt bereits Mohl (l. c. S. 775) eine Antwort (Mohl's Ansicht lernte ich allerdings erst kennen, als ich die nachher zu beschreibenden Versuche bereits angestellt hatte): Die Risse entstehen durch chemische und darauf folgende mechanische Eingriffe. Wenn das richtig ist, so muß sich auch und zwar nicht bloß an einzelnen isolierten Zellen, wie das bisher immer geschehen) die Streifung unschwer künstlich hervorrufen lassen. Um dies zu erreichen, kochte ich ein Holzstückchen aus dem Splint der S. 75 erwähnten *Sequoia gigantea* in verdünnter Kalilauge und klopfte darauf das im Trockenschrank getrocknete Stück mit einem kleinen Hammer; davon entnommene Schnitte zeigten — namentlich in Luft beobachtet — die Streifung in einer der natürlichen kaum nachgebenden Schönheit, und zwar war es auch hier die Mittelschicht des Jahrrings, an der die Streifung besonders schön

war. Die Richtung der Risse ist in allen Fällen die gleiche, stets links-schief, und wir werden kaum fehlgehen, wenn wir, wie bereits MOHL (l. c.), diesen Umstand mit der Lagerung der Moleküle (resp. Micellen NÄGELI) in Verbindung setzen, deren Anordnung ein in ganz bestimmter Weise vorhandenes Kohäsionsminimum bedingt.

Wir wenden uns nun der Frage zu, ob wir annehmen können, daß die genannten Faktoren — chemische und mechanische Eingriffe — bei der Verkernung (die, wie sich aus Vorigem ergibt, durchaus nicht immer an die zentralen Holzteile gebunden zu sein braucht) des Holzes in Tätigkeit treten, und wir können, wie es scheint, dies bejahen. Schon aus der oft intensiven Färbung des Kernholzes müssen wir schließen, daß in demselben bedeutende chemische Veränderungen Platz gegriffen haben. Aber noch andere Umstände bestätigen dies; man findet im verkernten Holz die Elemente oft schon von Natur mehr oder weniger maceriert, wie DIPPEL (l. c. S. 153) erwähnt. Künstlich rufen wir eine solche Maceration bekanntlich durch kräftige Reagentien, wie Chromsäure, Kalilauge, SCHULZE'sches Reagens und ähnl. hervor; wir können hieraus in der Tat entnehmen, daß die chemischen Umsetzungen bei der Verkernung des Holzes recht intensiver Natur sind, wobei allerdings die Länge der Einwirkungszeit ersetzen wird, was den natürlichen Reagentien an kräftiger Wirkung abgeht.

Was die zweite Frage anbetrifft, ob anzunehmen ist, daß mechanische, d. h. Zug, Schub oder dergl. erzeugende Wirkungen im Holzkörper ausgelöst werden, so scheint mir auch diese in bejahendem Sinne beantwortet werden zu müssen. Bereits eine ganz alltägliche Erscheinung, das sogenannte »Werfen« des Holzes, läßt ersehen, daß durch Austrocknung oder Anfeuchtung, d. h. Wasserimbibition, im Holze Kraftwirkungen zu Stande kommen, deren Größe recht erheblich ist. Betrachtet man einen trockenen Baumstumpf z. B. von *Pinus silvestris* im Walde, so sieht man, daß das Holz von oft recht tiefen, radialen Spalten durchzogen ist, zu deren Erzeugung wir eine erhebliche Kraft anwenden müßten.

Das Werfen des Holzes wird wahrscheinlich durch eine Torsion der Zellen beim Austrocknen hervorgerufen; SCHWENDENER (l. c. S. 670/671) hat nachgewiesen, daß — speziell bei »gestreiften« Zellen — eine Verkürzung derselben eine Torsion im Gefolge hat; wenn SCHWENDENER auch die Verkürzung durch Quellung mit Strukturänderung bewirkte, so dürfen wir doch wohl annehmen, daß jeder Volumschwund — also auch eine Zellverkürzung — mit einer Änderung der Streifungsneigung eine Torsion der Zellen erzeugt; nach CORRENS (l. c.) erreicht dieser Volumschwund die erhebliche Größe von 20—30 pCt. Ich war anfangs der Meinung, daß bloßes Austrocknen Spiralstreifung erzeugen könne, dem ist jedoch nicht so, wie die zahlreichen untersuchten, meist stark ausgetrockneten Koniferenhölzer zeigten. Immerhin zeigt sich an diesen schon eine eigentümliche Andeutung der Streifung, indem die Tüpfelpori im getrockneten Splint häufig »spaltenförmige Erweiterungen« zeigen. Untersucht man dagegen frischen, noch lebenden Splint, so sieht man diese Spalten nicht oder in weit geringerer Anzahl als in jenem. Diese Erscheinung läßt sich durch künstliche Befeuchtung nicht wieder rückgängig machen, denn wenn auch hierdurch wirklich eine Verengerung der Risse eintreten sollte, so bleiben diese als solche natürlich erhalten. Diese Risse, die von den Autoren (z. B. SCHMALHAUSEN, SCHRÖTER, BEUST) bald als »geschwänzte Poren«, »lang schwanzförmig ausgezogene innere Tüpfelkonturen« und dergl. bezeichnet werden, sind im Grunde weiter nichts als die Anfänge der Streifung. Denn es ist klar, daß die Hoftüpfelpori, d. h. Löcher in der Zellmembran, einen bequemen Ausgangspunkt für eine Rißbildung in der Zellwand bilden, und daß Risse immer zuerst hier entstehen werden. Man findet daher diese »Tüpfelrisse« unter geeigneten Bedingungen für sich allein, die eigentliche Streifung jedoch, d. h. also: Risse in der Zellmembran zwischen den über einander stehenden Hoftüpfeln, stets mit jenen vergesellschaftet, nie ohne sie; weiterhin ist klar, daß die »Tüpfelrisse« am breitesten von allen sein müssen, wie dem auch in der Tat ist, so daß die Autoren sie der Streifung gegenüber stets als etwas Besonderes betrachteten und sie mit be-

sonderer Bezeichnung (»geschwänzte Poren« u. s. w. cf. oben) versahen.

Wir sehen aus dem eben Gesagten, daß ein bloßes Austrocknen des Holzes nicht genügt, um Spiralstreifung zu erzeugen, es muß vielmehr erst durch chemische Reactionen eine Auflockerung der Kohäsion der Membransubstanz erfolgen, wodurch nunmehr auch ein Aufreißen der Membran zwischen den übereinander stehenden Hoftüpfeln, d. h. die eigentliche Spiralstreifung, erzeugt werden kann. Beim bloßen, schnellen Austrocknen verhindert offenbar die Schnelligkeit, mit der dieses geschieht, ein Platzgreifen erheblicher chemischer Umsetzungen im Splint, diese vermögen aber bei der überaus allmählich erfolgenden Verkernung in ausgiebigem Maße aufzutreten und die Membransubstanz in ausreichender Weise zu lockern.

Solche chemischen Vorgänge können zuweilen auch äußeren Bedingungen, insbesondere den Atmosphärilien, ihren Ursprung verdanken; aus dem Berliner Königlichen botanischen Garten erhielt ich einen dicken Aststumpf von *Taxodium distichum* var. *microphyllum*, der nach Mitteilung des Herrn Ober-Gärtners STRAUSS »sicher schon über 20 Jahre« (in litt.) an dem Stamm nach Absägung des Astes gesessen hatte und dessen Holz durchgängig eine gelbliche, auf der Absägungsfläche eine graue Färbung zeigte; dieses Holz zeigte in allen Jahrringen schöne Spiralstreifung (von einer Tätigkeit von Pilzen oder von Vermoderung zeigt der Ast noch keine Spur, cf. S. 87).

Hier kann zweckmäßig eine Erscheinung besprochen werden, die CONWENTZ (Monographie d. balt. Bernsteinbäume S. 113) unter dem Namen »Vergrauung« behandelt; es handelt sich hier um Holzschindeln aus Tannen- oder Fichtenholz, die infolge des Einflußes der Atmosphärilien ein graues Aussehen angenommen haben. Es ist dies nach CONWENTZ die Folge der Isolierung der Holzzellen durch Zerstörung der Mittellamelle, wodurch ganze Zellkomplexe sich von dem Holzstück ablösen. Diese zeigen häufig Sprünge, die spiralig verlaufen und von den Tüpfeln ihren Ursprung nehmen; auch hier wird die chemische Lockerung der

Membransubstanz das Entstehen jener begünstigt und vorbereitet haben.

Die Rißbildung dürfte nun in folgender Weise erfolgen. Die durch die Austrocknung und den damit verbundenen Volumschwund entstehende Spannung im Holzkörper, (die in peripherischer Richtung offenbar viel größer als in radialer ist, so daß erstere nicht durch radiale Schrumpfung kompensiert werden kann) übt auf die einzelnen Zellen einen Zug aus, dem diese angesichts der Unmöglichkeit, infolge des gegenseitigen Zusammenhangs eine Torsion auszuführen, in der Weise nachgeben, daß ihre Membranen — infolge der Anordnung der Micellen nun in ganz gesetzmäßiger Weise — eine mehr oder weniger große Anzahl regelmäßiger Risse bekommen; die ersten, von den Tüpfelpori ausgehenden, sind die größten, die andern oft viel feiner, so fein, daß das Mikroskop eine Rißbildung nicht mehr nachzuweisen vermag; an diesen feinsten Rissen würde man sich daher vergebens bemühen, das Strukturverhältnis aufzuklären. Diese Unmöglichkeit hat wohl STRASBURGER (cf. S. 78) den Gedanken der »Kontaktflächen« aufkommen lassen. Wir haben jedoch alle nur denkbaren Übergänge von der feinsten bis zu der gröbsten Streifung, so daß wir gar keine Ursache haben, eine verschiedene Natur dieser Extreme anzunehmen, wie das bisher immer geschehen.

Sehr instruktiv sind betreffs der Rißbildung die Hölzer mit Spiralverdickung in den Hydrostereiden, nämlich *Picea*, *Larix*, namentlich aber *Pseudotsuga* und die betreffenden Taxaceen. Bereits S. 74 ist erwähnt, daß die spiralverdickten Zellen dieser Hölzer keine Spiralstreifung zeigen, ja sie zeigen nicht einmal die »Tüpfelrisse«, die Vorboten der eigentlichen Streifung; stets ist der Hoftüpfelporus scharf umgrenzt, was um so mehr hervortritt, da er meist stärker vertikal gerichtet ist als die Spiralen. Verfolgt man z. B. bei *Picea* in verkerntem Holz den Jahrring vom Spätholz nach dem Frühholz zu, so verschwindet bald die Spiralverdickung und nun tritt die Streifung auf. Bei *Pseudotsuga*, die im ganzen Jahrring Spiralverdickung zeigt, ist das Verhältnis noch weit auffallender; bei einem Zweig, der auf der einen Seite ver-

kernt, auf der andern ganz splintig war, zeigte nur die letzte Spiralverdickung, die erstere Spiralstreifung und höchstens in den letzten Spätzellen Spiralverdickung — wo natürlich dann die Streifung fehlte. Bei *Taxus* und ähnlichen fand ich höchstens Tüpfelrisse, Streifung habe ich nicht gesehen. Es schließt somit die Spiralverdickung und -Streifung sich gegenseitig aus, indem erstere letztere verhütet. Der erwähnte *Pseudotsuga*-Zweig war auf der verkernten Seite bis zum Kambium verkernt und wohl infolge der frühen Rißbildung und Tötung der Zellen war es zu einer Anlegung der Spiralverdickungen garnicht gekommen.

Nach dem Vorigen können wir das »Kernholz«, wie schon S. 75 angedeutet, nicht mehr in dem bisher gebräuchlichen, rein topographischen Sinn gebrauchen. Wiewohl es zunächst noch unklar bleibt, weshalb z. B. bei Ästen die untere Seite oft fast bis zum Cambium verkernt[1]), die obere nicht oder nicht in dem Maße (bei hängenden Zweigen der Kiefer ist die Sachlage noch verwickelter, worüber später an anderer Stelle mehr), kann doch gar kein Zweifel durch die typisch vorhandene Spiralstreifung bleiben, daß die verkernten Stellen der Äste physiologisch mit dem »Kernholz« ident sind. In beiden Fällen findet eine mehr oder weniger intensive Verkienung (Verharzung) statt, deren Auftreten man leicht versteht, wenn man sich vergegenwärtigt, daß die Rißbildung eine Art Verwundung darstellt, deren Eintreten auch hier wie immer eine reichliche Harzausscheidung und Verharzung der Gewebe im Gefolge hat. Auch Gerbstoffe spielen hier, wiewohl bei den Koniferen wohl in geringerem Grade, eine Rolle (vergl. GAUNERSDORFER, Beiträge z. Kenntnis d. Eigensch. u. Entstehung des Kernholzes. Sitzgsber. Wien. Akad. 1882, S. 9—41). Bei der Kiefer ist die Verharzung bei dem reichlichen Vorhandensein von Harzgängen in der Regel stark, bei *Taxodium* u. a. meist aus erklärlichen Gründen geringer.

---

[1]) Vielleicht liegt dies an dem häufig exzentrischen Wachstum der Äste, das natürlich das Auftreten von Gewebespannungen begünstigt. Man findet andererseits regelmäßig gewachsene Stammhölzer, deren Kernholz keine Streifung zeigt. Demungeachtet ist natürlich die Streifung an das »Kernholz« gebunden.

Obwohl nun, wie aus dem Wesen der Streifung hervorgeht, diese eine Verringerung der Holzfestigkeit mit sich bringen muß, ist dies in praxi nicht der Fall. Die erhebliche Festigkeit des verkernten Holzes gegenüber dem splintigen hat ihre Ursache eben in der Verharzung bezw. Gerbung der affizierten Gewebeteile; sie ist es auch, die beim Schneiden mit dem Messer den Unterschied zwischen beiden Holzarten sofort aufzeigt.

Sehr auffällig bleibt bei alledem, daß die Streifung die Mittelschicht des Jahrings in ausgesprochener Weise bevorzugt, während man doch an eine Affizierung der Frühzellen zunächst denken wird. Vielleicht kann man sich diese Erscheinung erklären, wenn man annimmt, daß die dünnwandigen und relativ elastischen Frühzellen nachgiebig genug sind, um einen starken Zug ohne Einreißen zu ertragen, die letzten Spätzellen dickwandig genug sind, um die Rißbildung zu verhüten, die sich somit vornehmlich auf die innerhalb dieser Zellkomplexe liegende Mittelschicht beschränken würde; diese Auffassung würde auch mit den Verhältnissen bei Wurzelholzbau stimmen, wo ich weder Kern noch Splint gestreift fand.

Zusammenfassung.

1. Die Spiralstreifung tritt nicht sporadisch im Holzkörper auf, wie bisher angenommen, sondern ist dem verkernten Holz eigentümlich, gleichgültig ob dieses das Zentrum oder sonstige Partien im Holzkörper einnimmt; innerhalb der einzelnen Jahresringe gehört die Streifung vornehmlich der Mittelschicht des Jahrrings an.

2. Die Streifung ist weder eine Differenzierung der Membran in wasserärmere und -reichere Schichten noch eine Membranverdickung, sondern eine, durch die Lagerung der Mizellen stets gleichsinnig erfolgende, ± starke Rißbildung, deren erstes Stadium die »Tüpfelrisse« sind.

3. Die Rißbildung entsteht durch chemische und mechanische Einwirkungen; jene erleichtern diese, welche durch den Volumschwund des Holzkörpers beim Trocknen u. a. m. hervorgerufen werden.

V. Diagnostischer Wert der Streifung.

Wir würden nun vielleicht für die lebenden Koniferenhölzer in der Streifung ein immerhin annehmbares diagnostisches Merkmal gewinnen, wenn wir bedenken, daß die Neigung zu Verkernung bei verschiedenen Baumarten verschieden ist (*Taxodium* und *Sequoia*; *Picea excelsa* und *Larix europaea*); in anderen Fällen aber scheint Verkernung so unberechenbar aufzutreten, daß Grund zu ihrer Entstehung kaum ersichtlich ist; so ist es zum Beispiel bei den Asthölzern[1]), die oft zur Hälfte verkernen, zur Hälfte splintig bleiben (Rot- und Weiß-Holz der Kiefer, Weiß-, Gelb- und Braunfärbung bei vielen Hölzern etc.); in noch andern Fällen sind einzelne Partien mitten im Holz verkernt, wozu eine Ursache zunächst garnicht zu ersehen ist. Erscheint somit schon bei lebenden Hölzern ein diagnostischer Gebrauch der Streifung kaum anwendbar, so gilt das für die fossilen Hölzer in erhöhtem Grade; denn der Natur stehen in der Vermoderung und ähnlichen Prozessen Mittel zu Gebote, die Streifung noch nachträglich im Holz hervorrufen: Hierbei kommen ihr noch die Feinde der Bäume, die Pilze, zu Hilfe, die eine Zerfaserung der Membran in der Spiralstreifung ähnlichem Sinne hervorrufen (Vergl. R. Hartig, Lehrbuch der Baumkrankheiten, 1882, S. 86, 87). In ausgiebiger Weise hat die Tätigkeit der Pilze Conwentz an den Bernsteinkiefern erkannt (Monog. der balt. Bernst. 1890, S. 116 seq.). Wenn nun auch die Pilze sich meist durch die Hyphen oder doch die Löcher in den Zellwänden verraten, so ist an einen diagnostischen Gebrauch der Streifung um so weniger zu denken, als Holz von Wurzelholzbau keine Streifung zeigt, man also mit solchen Stücken betreffs der Streifung nichts anfangen könnte.

Es muß daher der Streifung diagnostischer Wert ganz abgesprochen werden.

[1]) Für diese hat inzwischen eine Arbeit von Sonntag (mechanische Zweckmäßigkeiten im Bau der Äste unserer Nadelhölzer. Schrift. d. nat. Ges. in Danzig. N. F. XI. Bd., 1. u. 2. Heft. Danzig 1903/4) soweit Klärung geschaffen, daß man für den obigen Fall die Entstehung der Streifung auf den Druck zurückführen kann, den die Astunterseite durch das Eigengewicht der Äste erleidet.

Jahresringe und geologische Formationen[1].

Es ist eine unleugbare Tatsache, daß die Araucariten des Palaeozoikums schlechtweg keine Jahresringe besitzen. Man bemerkt zwar sehr gewöhnlich konzentrische Zonen, die makroskopisch Jahresringen ähneln, dem Mikroskop halten sie aber nicht stand. Man sucht vergebens nach einem Absatz zwischen englumig-dickwandigen Spätzellen und dünnwandig weitlumigen Frühzellen. FELIX (Studien über fossile Hölzer, 1882, S. 25) gibt zwar von einem Exemplar eines Araucariten (von ihm als *Araucarioxylon Schrollianum* bezeichnet) auch mikroskopische Wahrnehmbarkeit von Jahresringen an, es vermag dies jedoch, wenn richtig beobachtet, nichts an der allgemeinen Tatsache zu ändern[2]. Ich selbst kenne kein palaeozoisches Holz mit Jahresringen.

Da eine »Jahresringbildung« durchaus nicht immer einem Klimawechsel ihre Entstehung verdankt, sondern überhaupt jede Störung resp. Sistierung der cambialen Tätigkeit zur Bildung von »Spätzellen« Veranlassung gibt, so z. B. gewaltsame Entlaubung, wie namentlich UNGER und KNY dargetan haben, so können hin

---

[1]) In der Nat. Wochenschr., (1904, No. 58, S. 913—917) habe ich bereits den obigen Gegenstand kurz behandelt.

[2]) Ob der *Pinites Conwentzianus* GÖPP., der auf einer Halde des Waldenburger Reviers gefunden wurde und unleugbar echte Jahresringe besitzt, ins Karbon oder überhaupt das Palaeozoikum gehört, erscheint mir höchst zweifelhaft; ganz abgesehen von den Jahrringen erscheint doch die Tatsache, daß die *Pityoxyla* (ein solches ist dieses Holz) sonst erst im Tertiär auftreten und überhaupt nur dies eine Exemplar bekannt ist, so befremdend, daß die Zurechnung dieses Stückes zum Palaeozoikum mit einem gerechten Fragezeichen versehen werden muß, zumal es garnicht unter Tage gefunden worden ist.

und wieder auch andere als klimatische Faktoren »Jahrringbildung« vortäuschen. Es gehen indeß solche Jahresringe fast nie um den ganzen Umfang herum, und so ist es CONWENTZ möglich gewesen, bei den Bernsteinbäumen solche »Pseudo-Jahresringe« nachzuweisen (Monogr. d. balt. Bernsteinb., S. 139). Obwohl die Araucariten nun auch heute noch sich durch eine oft sehr mangelhafte Jahrringbildung von anderen Koniferen auszeichnen (vergl. KRAUS, 1864, S. 146, DE BARY, Vergl. Anat., S. 528) und wohl von jeher Standorte mit geringen jährlichen Klimaschwankungen bevorzugt zu haben scheinen, geben sie doch, als durch alle Formationen bis auf die Jetztzeit hindurchgehend, das passendste Material zu vergleichenden Untersuchungen über das Auftreten der Jahrringe in den geologischen Formationen her.

Wir können uns nun leider auf diesbezügliche Angaben in der Literatur, namentlich älterer Autoren, wenig verlassen[1]), die auch im Palaeozoikum häufig genug »strata concentrica distincta, minus distincta« u. s. w. angeben; meist sind es nur Färbungszonen, zusammengeschobene Zellkomplexe, die oft mit einer geradezu wunderbaren Regelmäßigkeit in konzentrischen Lagen verlaufen. Lediglich der mikroskopische Befund hat hier zu entscheiden, und es ist hierbei gleichgültig, ob man makroskopisch »Zuwachszonen« sieht; auch für rezente Hölzer gilt dies. Häufig und typisch erst mit der Jura-Zeit tritt in unseren Breiten eine Jahresringbildung auf; im Tertiär hat sich bei uns bisher kein einziger Araucarit gefunden, dagegen sind aus den Tropen solche aus dieser Formation bekannt, woraus wir wohl schließen dürfen, daß schon damals die Araucariten bei uns verschwunden waren. Wie die Verhältnisse betreffs der Jahrringbildung in der Trias lagen, bedarf noch einer weiteren Untersuchung; das Material aus dieser Formation ist relativ spärlich, ein Holz aus dem Keuper in der hiesigen Sammlung scheint solche zu haben.

Obwohl, wie wir oben gesehen haben, Jahrring-ähnliche Bildungen auch durch andere als klimatische Faktoren hervor-

---

[1]) Dies tut z. B. leider SEWARD, Fossil plants as tests of climate, 1892, S. 84 ff.

gerufen werden können, so kann man sich doch der Einsicht nicht verschließen, daß eine regelmäßig periodische Jahrringbildung nur auf regelmäßige periodische Klima-Schwankungen zurückgeführt werden kann, seien dies nun Wärme und Kälte, oder Feuchtigkeit und Trockenheit; denn man kann sich schlechterdings nicht vorstellen, wie andere Verhältnisse, wie Insektenfraß, Entlaubung, Blitzschlag u. s. w. regelmäßige Periodizität besessen haben sollen, was ja auch heute nicht der Fall ist.

Wenn wir nun also berechtigt sind, aus regelmäßig periodischer Jahrringbildung auf periodische Klimaschwankung zu schließen, so ist damit offenbar auch ein Schluß auf das geologische Alter der Hölzer gestattet, wenigstens bei Funden in solchen Breiten, die heute nicht mehr während des ganzen Jahres gleichmäßiges Wachstum der Bäume zulassen. Weitaus die meisten Araucariten aus unseren und nördlichen Breiten aus der Jura- und Kreideformation zeigen deutlich periodische Jahresringe, in höherem Grade noch die Hölzer der Tertiärzeit. Obwohl im Tertiär in unseren Gegenden noch ein recht tropisches Klima geherrscht haben muß, sind die Jahrringe in dieser Formation so deutlich wie heute. Die Jahrringbildung ist also ein sehr empfindliches Reagens auf Klimaschwankungen, überhaupt auf alles, was Schwankungen im Dickenwachstum der Bäume hervorruft.

In tropischen Breiten liegt die Sache anders. An den von Dr. Dantz in Ostafrika gesammelten Hölzern (wahrscheinlich aus der Kreide) sucht man vergebens nach Jahresringen; wären sie in gleicher Formation bei uns gewachsen, so würden wohl Jahrringe da sein.

Der von Tchihatcheff (1845) zum Unterkarbon gerechnete *Araucarites Tchihatcheffianus* Göpp. vom Altai (an sekundärer Lagerstätte gefunden) mit unzweifelhaft periodischen Jahresringen hat sich nach den sonst dort gefundenen Pflanzenresten als jurassisch herausgestellt (vergl. Schmalhausen, Beiträge zur Juraflora Rußlands, 1879). Zeiller (Remarques sur la flore foss. de l'Altaï, 1896) sprach zwar die betreffenden Schichten als permisch an, doch hat dann wiederum Potonié (Pflanzenreste aus der

Juraformation (in: Durch Asien, herausgeg. v. FUTTERER, 1903, S. 123) für das jurassische Alter dieser Reste sich ausgesprochen. Die vorzüglichen Jahresringe des genannten Holzes, das übrigens weder von SCHMALHAUSEN und POTONIÉ, noch von ZEILLER erwähnt ist, sprechen entschieden für mesozoisches Alter. Ebenso ist die Angabe von FELIX (Studien üb. foss. Hölzer, S. 81), der einen Araucariten mit periodischen Jahresringen aus New-Süd-Wales dem Culm zurechnet, kaum richtig; wenn, wie hier, keine näheren Aufschlüsse über die geologische Herkunft des Holzes zu erlangen sind, bietet die Jahrringbildung immer noch einen Fingerzeig.

Für uns entsteht nun die Frage: Welchen Wert haben die Jahresringe für die Diagnostik? GÖPPERT empfahl (1850, S. 173) die diagnostische Verwendung der Jahresringbreite, insofern nach ihm die Abietineen in der Regel weitere Jahrringe besitzen als die Cupressineen. Dies ist aber nur dann (wenn überhaupt!) möglich, wenn die betreffenden Bäume unter gleichen Bedingungen gewachsen und das vorliegende Holz gleich alt ist. Über beides kann man sich an fossilen Hölzern nur zu oft nicht orientieren. Welchen Trugschlüssen man bei Akzeptierung dieses Vorschlags unterliegen kann, mag folgendes Beispiel erläutern. Eine im Garten der Berliner Tierärztlichen Hochschule gewachsene Kiefer von ca. 55 Jahren hat einen Stammdurchmesser (ohne Rinde) von 17 cm, eine solche aus einem Hochmoor bei Trakehnen von 53 Jahren nur $5\frac{3}{4}$ cm; ein »Hängezweig« der Kiefer (z. T. mit Wurzelholzbau, vergl. S. 18) von wenigstens über 30 Jahren nur 1,2 cm Holzdurchmesser. Letzterer stammt von einer normalen Kiefer (!) und verdankt die Engigkeit und den Bau seiner Jahrringe nur seinem erzwungen geotropischen Wachstum. Und zwischen diesen Extremen existieren zweifellos alle möglichen Übergänge. Es ergibt sich hieraus, daß eine diagnostische Verwendung der Jahrringbreite völlig ausgeschlossen ist.

Anders steht es mit der diagnostischen Verwendung des Vorkommens der Jahrringe überhaupt. Nachdem im Vorigen über das Auftreten der Jahresringe Gesagten deckt sich diese Frage

z. T. mit derjenigen, ob und inwieweit das Vorkommen in verschiedenen geologischen Formationen ein Grund zur Unterscheidung sein kann. Diese Frage ist schwierig zu beantworten, da wir manche Typen durch eine Reihe von Formationen unverändert hindurchgehen sehen, deren einzige Verschiedenheit eben das geologische Vorkommen ist. Dieser Umstand hat schon vielen Autoren Schwierigkeiten bereitet; KRAUS erklärt z. B. (Einige Bemerkungen über die verkieselten Stämme des fränkischen Keupers, 1866—67, S. 67, Anm.) *Araucarites keuperianus* GÖPP. nur durch die Formation für haltbar. KNOWLTON vermag aus einem Araucariten der Potomac-Formation Amerikas (Geological Survey 1889, No. 56, S. 52) nur dadurch eine neue Spezies zu machen, daß er sich auf das geologische Vorkommen stützt. FELIX versucht sich mit dieser Schwierigkeit dadurch abzufinden, daß er bemerkt (Untersuch. üb. foss. Hölzer, III. Stck. Z. d. d. G. G. 1887, S. 518), er vertrete den Standpunkt, »daß es zweckmäßiger ist, fossile Hölzer verschiedener geologischer Perioden im allgemeinen daraufhin als verschiedene Arten zu betrachten, selbst wenn ihre Struktur übereinstimmt. Bei anderem Verfahren kann es vorkommen, daß ein und dieselbe Spezies durch eine ganze Reihe von Formationen angeführt werden wird«, u. s. w. Ich weiß nicht, ob FELIX meint, sicherer zu gehen, wenn er nur die der Struktur nach gleichen Hölzer aus einer und derselben Formation als eine »Spezies« beschreibt; man braucht sich nur an die Verhältnisse bei den lebenden Cupressineen zu erinnern, bei denen eine Unzahl von Spezies und Gattungen denselben Holzbau besitzen, um einzusehen, wie wenig man auf diese Weise der Wirklichkeit nahe kommt. Zudem ist der FELIX'sche Standpunkt ein ganz willkürlicher, denn die einzelnen Arten sterben ja keineswegs pünktlich mit Schluß einer Formation aus, ebensowenig treten immer mit der neuen Formation neue Arten an die Stelle der alten. Wenn man überhaupt zu einem ersprießlichen Resultat bei der Bestimmung fossiler Gymnospermenhölzer gelangen will, so muß man die Holzreste ganz für sich betrachten und von allem andern absehen, zumal auch über die Zusammen-

gehörigkeit mit etwa gefundenen Laub- und Zapfenresten fast nie etwas herauszubringen ist. Auf diese Weise kann zwar von den zahllosen beschriebenen »Spezies« nur wenig übrig bleiben, es bleibt jedoch kein anderer Weg; mit den zahllosen Geschiebehölzern, über deren Herkunft man oft nichts weiß, ist überhaupt nur so fertig zu werden.

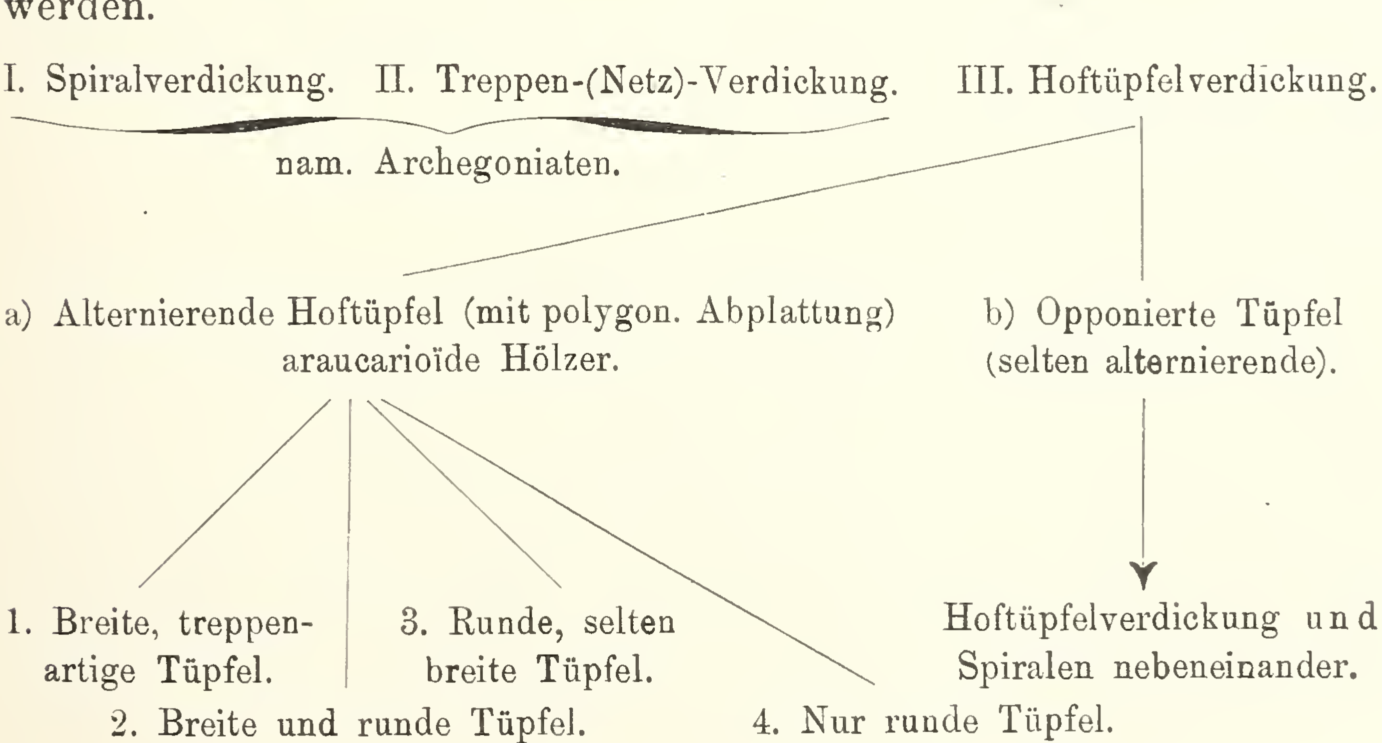
Es mag übrigens betreffs des FELIX'schen Standpunkts noch bemerkt werden, daß derselbe für die Koniferen auch an und für sich unberechtigt ist. Wie wenig unterscheidet sich z. B. das tertiäre *Taxodium distichum* und die Sequoien von den heutigen? Der Unterschied ist so gering, daß POTONIÉ in seinem »Lehrbuch der Pflanzenpaläontologie« einfach die rezenten Objekte abbildet; da wir ferner z. B. bei den Cupressineen innerhalb der einzelnen Gattungen anatomisch so wenig Unterschiede haben, dürfen wir solche auch bei geologisch früheren Gattungen und Spezies kaum erhoffen. Dies gilt z. B. von der Gattung *Callitris*, von der eine sichere Art schon in der Kreide bekannt ist (*Callitris Reichii* ETTINGSH. sp. in KRASSER, Kreideflora von Kunstadt, 1896, S. 126) und von dem der lebenden *Arthrotaxis cupressoides* DON. so ähnlichen *Echinostrobus Sternbergi* SCHIMP. aus dem Malm von Solnhofen (vergl. POTONIÉ, Lehrb. d. Pflanzenpal. S. 305 u. 317).

Es erhellt aus dem Gesagten, daß das Vorhandensein von Jahresringen zuweilen, meist aber nur unterstützungsweise, diagnostisch brauchbar ist, d. h. wenn schon andere Gründe eine Abtrennung des betreffenden Stücks als »Spezies« notwendig zu machen scheinen. Ein Schluß auf das geologische Alter des Holzes ist oft auf Grund des Vorhandenseins von Jahresringen berechtigt. Es ist aber stets zu berücksichtigen, daß ein und dieselbe Spezies, selbst in rezent-systematischem Sinne, je nach den vorhandenen Bedingungen Jahresringe zeigen kann oder nicht. So zeigt z. B. eine *Cedrus atlantica* vom Atlas in Algier die gewöhnliche Beschaffenheit des Cedernholzes, d. h. die Jahresringe zeigen fast nur die Mittelschicht und sind schlecht abgegrenzt; eine solche dagegen, die bei Zürich kultiviert wurde, zeigt auch typisches Früh- und Spätholz. Wenn nun auch der Mensch in

früheren Zeiten noch keine Verpflanzungen vornahm und überhaupt die natürliche Flora veränderte, so können auch so auf irgend eine Weise Bedingungen, wenn auch ganz allmählich, eingetreten sein, die eine schärfere Abgrenzung der Jahrringe herbeiführten. Es fehlt uns über diese Verhältnisse zumeist jede Kontrolle. KRASSER (vergl. anatom. Untersuch. foss. Hölzer, 1895, S. 31) geht daher zu weit, wenn er *Cedrus* durch die Jahrringbeschaffenheit charakterisiert.

Morphogenetisches.

Bekanntlich nimmt man an, daß die Hoftüpfelverdickung sich von der als einfacher anzusehenden Spiral- oder Ringverdickung ableite, eine Auffassung, die durch die Verhältnisse am Primärholz (Protoxylem) wesentlich unterstützt wird, wo sich — nach der bekannten Tatsache, daß in jungen Entwicklungsstadien der Individuen bei den Vorfahren vorhanden gewesene Charaktere wiederholt werden — zu innerst ring- oder spiralverdickte Zellen befinden, die über einige mit Treppen- oder Netz-artiger Verdickung versehenen Elemente sehr bald in die hofgetüpfelten übergehen. Es sei nun an Hand der folgenden tabellarischen Zusammenstellung darauf hingewiesen, daß sich an fossilen (palaeozoischen) Hölzern die Reihe: Spiralverdickung bis Hoftüpfel sehr vollständig aufzeigen läßt, Verhältnisse, die wenigstens verdienen, einmal dargelegt zu werden.



Zu III. a). 1. Als Beispiel zu 1. ist zu nennen:

Protopitys Buchiana GÖPP., bei der meist breitgezogene Hoftüpfel mit fast horizontal stehendem Porus vorkommen, die demgemäß noch außerordentlich an Treppenverdickung erinnern (vergl. die Figuren bei SOLMS, Bot. Ztg. 1893, Taf. VI, Fig. 2 u. a.).

2. Ein ausgezeichnetes Beispiel hierfür bietet *Dadoxylon protopityoïdes* FELIX (Innere Structur westfäl. Carbonpfl., 1886, S. 58, Taf. V, Fig. 4), dessen Original ich eingesehen habe; man findet an derselben Zelle breite, treppenähnliche Verdickungen, die mit (runden) Hoftüpfeln abwechseln.

3. Für diesen Fall ist ein Cordaitenholz (durch anhaftende *Artisia* sicher ein solches!) interessant, bei dem meist die gewöhnlichen, araucarioïden Hoftüpfel sichtbar sind; gar nicht selten schiebt sich jedoch ein breiter, ein *Protopitys* erinnernder Tüpfel ein. [Übrigens soll Ähnliches, wenn ich WINKLER recht verstehe (Bot. Ztg. 1872) auch noch an lebenden Araucarienhölzern vorkommen.] Das obige Cordaïtenholz zeigt zudem eine sehr starke Entwicklung des spiralverdickten Primärholzes.

4. Hierunter fallen alle araucarioïden Hölzer, die die genannten Abweichungen nicht zeigen, also die allermeisten *Dadoxyla* und entsprechenden lebenden Hölzer.

III. b). In diese Rubrik fällt der Rest der Gymnospermen; es ist bemerkenswert, daß auch bei diesen Hölzern, die bei Auftreten von mehreren Hoftüpfelreihen die Hoftüpfel opponiert zeigen, gelegentlich Alternanz vorkommt, besonders auffallend bei einigen Dacrydien (cf. S. 57).

Was schließlich die Hölzer anbetrifft, die neben den Hoftüpfeln noch Spiralverdickung in derselben Zelle haben (*Taxus*, *Torreya*, *Cephalotaxus*; *Picea*, *Larix*, *Pseudotsuga*), so muß man wohl annehmen, daß die Spiralenbildung bei diesen eine spätere Errungenschaft ist, die vielleicht zur weiteren Festigung der Zellen erwünscht war. Bei paläozoïschen und mesozoïschen Hölzern ist eine solche Bildung unbekannt; die von GRAND' EURY und RENAULT angegebenen *Taxoxyla* sind, wie auch SCHENK meint, spiral-

gestreifte Hölzer. Die Abbildung SCHMALHAUSEN's (Pflanzenreste der artinsk. und Perm. Ablager. im Osten . . . . Rußlands, 1887, Taf. VII, Fig. 38), der einen spiralverdickten(?) Araucariten abbildet, ist unklar; man müßte das Original sehen, um Näheres sagen zu können. Das älteste Taxaceenholz mit Spiralverdickungen ist, wie S. 68 gesagt, *Taxoxylon scalariforme* (GÖPP.) KRAUS aus dem Tertiär.

I. Tabelle zum Bestimmen lebender Gymnospermenhölzer (mit Ausschluß der Cycadaceen und Gnetaceen).

A. Hoftüpfel alternierend, klein, gedrängt, abgeplattet: wenn mehrreihig, allseits (polygonal) abgeplattet. (Hoftüpfelpori fast stets schräg-elliptisch und daher gekreuzt, Markstrahltüpfel zahlreich und gedrängt auf dem Felde, deren Porus schräg-elliptisch. Markstrahlzellen tangential gesehen wie aufgeblasen). — *Araucaria* u. *Agathis* (Einige Dacrydien u. *Ginkgo* sind bis auf die Alternanz der Hoftüpfel ähnlich gebaut).

B. Hoftüpfel meist bedeutend größer, rundlich, meist ± entfernt stehend, wenn mehrreihig, opponiert (gegenständig).

I. Alle Hydrostereïden mit Spiralenverdickung.

a) Spiralen zu Gruppen zusammenstehend (nur im Frühholz zu sehen!). — *Torreya.*

b) Spiralen einzeln . . . . *Taxus* und *Cephalotaxus*

II. Hydrost. ohne Spiralverdickung (nur bei einigen Harzgänge führenden Abietineen solche)

✳ Abietineentüpfelung stets vorhanden, nur bei den großeiporigen *Pinus*-Sp. reduciert resp. fehlend. Harzparenchym meist fehlend. (Alle Abietineen.)

a) Harzgänge, vertikale und horizontale (in den Markstrahlen) vorhanden.

1. Harzgangepithel dickwandig, verholzt: Markstrahltüpfel nicht eiporig (nur im Frühholz der Holzparenchym führenden kleineiporig: dies nur bei genauem Hinsehen bemerkbar). Spiralverdickung im Spätholz oder Spät- und Frühholz. Quertracheïden vorhanden, ohne Zacken. Zahlreiche Tangentialtüpfel im Spätholz.

α) Spiralverdickung nur im Spätholz.

α_1 Harzparenchym am Ende des Jahrrings ständig vorhanden. — *Larix.*

α_2 Dieses fehlend . . . . *Picea.*

β) Spiralverdickung durch den ganzen Jahrring (bei Vorhandensein von Spiralstreifung fehlend). Harzparenchym wie bei *Larix*. (Nach MAYR (1890) hat *Pseudotsuga macrocarpa* MAYR auch in den Quertracheïden Spiralenverdickung.)	*Pseudotsuga*.
2. Harzgangepithel dünnwandig, nur selten etwas dickwandiger. Markstrahltüpfel stets Eiporen (auch die kleinsten), wenigstens im Frühholz. Quertracheïden mit oder ohne Zacken. Harzparenchym am Jahrringende stets fehlend, ebenso Spiralverdickungen. Abietineentüpfelung nur bei den klein-eiporigen ± deutlich (cf. ✳).	*Pinus* s. str.

Unterabteilung der Gattung *Pinus*.

I. Eiporen (die Markstrahltüpfel sind stets im Frühholz zu betrachten!) groß, meist nur eine pro Feld. Abietineentüpfelung fehlend oder nur noch angedeutet.

a) Quertracheïden mit Zacken. Tangentialtüpfel fehlend.	Sectio *Pinaster* max. part.
b) Quertracheïden ohne Zacken. Tangentialtüpfel zahlreich.	Sectio *Strobus* und *Cembra*.

II. Eiporen kleiner, zu 2—6 pro Feld. Abietineentüpfelung ± deutlich.

a) Zacken sehr stark	Sectio *Taeda* und *Banksia* MAYR max. part.
b) Zacken schwächer, wie Sectio *Pinaster*, bei einigen fast verschwindend (am schwächsten u. a. bei *Pinus Pinea!*) Sectio *Sula* MAYR (*Pinus longifolia*) hat (entgegen MAYR) schwache Zacken. Tangentialtüpfel fehlend (stets ?).	Sectio *Pinaster* z. T. Sectio *Taeda* (und *Banksia?*) z. kleinen Teil. Sectio *Sula* MAYR. Sectio *Pseudostrobus* MAYR.
III. Eiporen (sehr) klein, zahlreich, fast piceoïd. Abietineentüpfelung deutlich bis stark. Harzgangepithel etwas dickwandiger.	Sectio *Balfouria* MAYR und *Parrya* MAYR.

b) Harzgänge fehlend (höchstens als abnormale Bildungen vorhanden). Tangentialtüpfel zahlreich. Abietineentüpfelung sehr stark.

1. Am Ende jedes Jahrrings Harzparenchym. Oft hervorstechende Tendenz zur Eiporigkeit im Frühholz. In älterem Holz z. T. Quertracheïden. Markstrahlen nicht zu selten zweireihig.	*Cedrus* und *Pseudolarix*.
2. Harzparenchym wie vorher. Tendenz zur Eiporigkeit fast = 0. Quertracheïden früher als bei 1. erscheinend.	*Tsuga*.
3. Harzparenchym fehlend oder sporadisch; (bei einigen wenigen jedoch stark gehäuft; Markflecktendenz? *Abies Webbiana*). *Abies balsamea* nach Kraus u. a. mit Quertracheïden, sonst diese fehlend.	*Abies*, *Keteleeria*.

* * Abietineentüpfelung fehlend, bei einigen jedoch *Juniperus*-Tüpfelung (S. 45). Harzparenchym meist vorhanden, oft auch fehlend.

a) *Juniperus*-Tüpfelung (S. 43, Fig. 7d) vorhanden; Markstrahltüpfel cupressoïd (S. 48).

1. *J.*-Tüpfelung ziemlich stark (Fig. 7d), meist nur wenige Poren übereinander; Markstrahltüpfel (Frühholz!) kaum mehr als 2 übereinander (nur bei *Juniperus nana* mehr (?)).	*Juniperus*. *Libocedrus decurrens* (nicht *chilensis* und *Doniana!*).
2. *J.*-Tüpfelung bedeutend subtiler, ± vielporig (Fig. 7f u. g); Markstrahltüpfel häufig zu 2—5 (?) übereinander, sehr klein.	*Fitzroya patagonica* und *Archeri*.
b) Markstrahltangentialwände glatt, aber horizontale bei mehrstöckigen Markstrahlen stark getüpfelt (Fig. 10). Markstrahltüpfel klein, mehr podocarpoïd, zu 2—3 pro Feld.	*Saxegothaea conspicua*.

c) Markstrahlhorizontal- u. Tangentialwände glatt. Markstrahltüpfel cupressoïd, podocarpoïd oder eiporig.

1. Markstrahltüpfel »cupressoïd« (typisch) bis glyptostroboïd; Harzparenchym fast immer ± häufig, Tangentialtüpfel ± zahlreich; Markstrahlen oft auffällig zur 2-Reihigkeit neigend.

α) Markstrahltüpfel typisch cupressoïd.	*Sequoia gigantea*, *Cryptomeria*, *Thuja*, *Chamaecyparis*, *Callitris*, *Thujopsis*, *Cupressus*, *Frenela* (?), *Libocedrus* z. T.

β) Markstrahltüpfel glyptostroboïd.	*Glyptostrobus* und *Cunninghamia* (diese mit (stets?) aufgeblasenen Markstrahlzellen, ähnlich *Ginkgo*.
γ) Markstrahltüpfel ein Mittelding zwischen beiden, gedrängt-zahlreich (öfters über 6 pro Feld, je nach dem Platz) (nur in altem Holz deutlich sichtbar!).	*Taxodium* und *Sequoia sempervirens*
2. Markstrahltüpfel sehr klein, zu drei, vier, selbst mehr übereinander (?).	*Widdringtonia* (*Arthrotaxis* u. *Frenela* (?)[1])
3. Markstrahltüpfel podocarpoïd oder eiporig (Rest der Taxaceen), meist nur 1—2 pro Feld.	
α) Markstrahltüpfel typisch podocarpoïd (S. 48, Fig. 8a, b) resp. araucaroïd (S. 57).	*Podocarpus* z. kl. T. (z. B. *neriifolia* und *salicifolia*; *Dacrydium laxifolium*).
β) Markstrahltüpfel typisch eiporig, meist 1 Eipore pro Feld.	*Podocarpus andina*, *spicata*, *Phyllocladus*, *Dacrydium Franklini*, *Microcachrys*, *Pherosphera*.
γ) Markstrahltüpfel unregelmäßig eiporig, meist 1 Eipore pro Feld (Fig. 8).	*Sciadopitys verticillata*
δ) Mischtypus von α) und β), d. h. Eiporigkeit deutlich im Frühholz, meist 2 (3) pro Feld.	*Podocarpus* z. T. (z. B. *Sellowii*, *falcata*), *Dacrydium* z. T. (*cupressinum*, *elatum*)

II. Einteilung der fossilen (und recenten) Gymnospermenhölzer.

A. Hoftüpfel klein, alternierend, oben und unten abgeplattet, wenn mehrreihig, allseits (polygonal abgeplattet).	*Dadoxylon* Endl. ex. p. (*Araucarioxylon* Kraus, *Cordaïoxylon* Felix, *Cordaïxylon* Grand' Eury, *Araucarites* Göppert, *Cordaïtes* div. Auct.).

* Über *Ginkgo biloba* siehe Anmerkung am Schluß der Tabelle.

[1]) *Frenela*, *Widdringtonia* und *Arthrotaxis* lassen sich auch durch die Markstrahltüpfelzahl übereinander wohl kaum von dem Cupressineen-Gros unterscheiden.

B. Hoftüpfel rundlich, größer, nicht gedrängt; wenn mehrreihig, meist gleichhochstehend.

I. Alle Hydrostereïden mit starker Spiralverdickung. — *Taxoxylon* Unger exp. (*Taxites* Göppert)

II. Hydrostereïden ohne diese (nur bei einigen Harzgänge führenden Abietineen solche, aber schwächer).

a) Abietineentüpfelung vorhanden, nur bei den gross-eiporigen *Pinus*-Arten fehlend; Harzparenchym bei einigen stets im Spätholz, sonst fehlend.

1. Harzgänge, horizontale und vertikale, regelmäßig vorhanden.

α) Harzgangepithel dickwandig, verholzt; Markstrahltüpfel nicht eiporig; Spiralverdickung im Spätholz (selten auch im Frühholz: *Pseudotsuga*). Zahlreiche Tangentialtüpfel im Spätholz. Quertracheïden vorhanden, ohne Zacken. Abietineentüpfelung sehr deutlich. — *Piceoxylon* Gothan (*Pityoxylon* Kraus ex p.: *Pinites* Göpp. ex p.)

β) Harzgangepithel dünnwandig, nur selten etwas dickwandig; Markstrahltüpfel (Frühholz!) stets eiporig. Spiralverdickung im Spätholz stets fehlend, ebenso Harzparenchym. Quertracheïden mit oder ohne Zacken. Abietineentüpfelung bei den groß-eiporigen fehlend bezw. reduziert. — *Pinuxylon*[1]) Gothan (*Pityoxylon* Kraus e. p.; *Pinites* Göppert ex p.)

2. Harzgänge fehlend. Tangentialtüpfel im Spätholz häufig. Harzparenchym bei einigen ständig am Ende des Jahresrings, bei diesen (ob auch sonst? *Abies balsamea*?) Quertracheïden vorkommend. — *Cedroxylon* Kraus em. (*Pinites* Göpp. ex p.)

b) Abietineentüpfelung fehlend, Holzparenchym ± regelmäßig vorhanden.

1. Markstrahltüpfel cupressoïd (Frühholz!).

α) *Juniperus*-Tüpfelung vorhanden.
β) diese fehlend.
— *Cupressinoxylon* Göppert ex p.

[1]) Der nächstliegende Name »*Pinoxylon*« ist leider von Knowlton (Geolog. Survey 1898/99 II, S. 420) schon vergeben und zwar leider in ganz unbrauchbarer Weise, da er bei seinem Holz zusammengesetzte (harzgangführende) Markstrahlen als fehlend angibt (!). In dieser Not, und um nicht das alte Kraus'sche *Pityoxylon* wieder benutzen zu müssen, schien mir den besten Ausweg der Umstand zu bieten, daß *Pinus* im Lateinischen zufällig nach der 2. wie nach der 4. Deklination flectiert wird. Daher wählte ich *Pinuxylon*.

1a. Markstrahltüpfel glyptostroboïd; gedrängt — *Glyptostroboxylon* Conw. erw.

1b. Markstrahltüpfel ein Mittelding zwischen beiden (nur in ausgewachsenem älterem Holz typisch!); gedrängt in ± großer Anzahl auf dem Felde (oft mehr als 6). — *Taxodioxylon* Gothan

2. Markstrahltüpfel podocarpoïd bis typisch groß-eiporig (Rest der Taxaceen). Meist nur 1—2 Tüpfel pro Kreuzungsfeld. Harzparenchym ± häufig.

  α) Markstrahltüpfel podocarpoïd bis teilweise eiporig. — *Podocarpoxylon* Gothan

  β) Markstrahltüpfel typisch eiporig. — *Phyllocladoxylon* G.

Anmerkung. *Ginkgo biloba*, die durch das Holz als Gattung zu erkennen ist, läßt sich nur schwer in die Tabelle einreihen; das Holz hat Charaktere von *Cupressinoxylon* und *Dadoxylon*; sieht man von der Nichtalternanz der Hoftüpfel ab, so überwiegen die araucarioïden merklich, wenigstens von den lebenden Typen aus gesehen: Zahlreiche Markstrahltüpfel mit kleinen, schräg-elliptischem Porus auf dem Feld, häufiges Kreuzen der Hoftüpfelpori, »Auftreibung« der Markstrahlzellen (tangential gesehen). Über *Dacrydium laxifolium* etc. siehe S. 57.

III. Alphabetische Liste sämtlicher untersuchter lebender Coniferenhölzer.

Abies alba
» *bracteata*
» *concolor*
» *firma*
» *Fraseri*
» *homolepis*
» *magnifica*
» *Nordmanniana*
» *Pindrow*
» *Pinsapo*
» *sibirica*
» *subalpina*
» *umbellata*
» *Webbiana*
Actinostrobus acuminatus
» *pyramidalis*
Araucaria Cunninghami
» *excelsa*
» *imbricata*

Arthrotaxis cupressoïdes
» *selaginoides*
Callitris juniperoïdes
» *quadrivalvis*
Cedrus atlantica
» *Deodara*
» *Libani*
Cephalotaxus Harringtonia
Chamaecyparis Lawsoniana
» *nutkaënsis*
» *pisifera*
Cryptomeria japonica
Cunninghamia sinensis
Cupressus Lindleyi
» *macnabiana*
» *macrocarpa*
» *Pseudosabina*
» *sempervirens*
Dacrydium Bidwilli

Dacrydium Colensoï
» *cupressinum*
» *elatum*
» *Franklini*
» *Kirkii*
» *laxifolium*
» *Westlandicum*
Dammara australis
» *orientalis*
Fitzroya Archeri
» *patagonica*
Frenela australis
» *Gunnii*
» *rhomboïdea*
» *robusta*
Ginkgo biloba
Glyptostrobus heterophyllus
Juniperus barbadensis
» *chinensis*

Juniperus communis
» *drupacea*
» *excelsa*
» *foetidissima*
» *macrocarpa*
» *nana*
» *occidentalis*
» *oxycedrus*
» *pachyploca*
» *phoenicea*
» *procera*
» *Sabina*
» *sabinoïdes*
» *tetragona*
» *thurifera*
» *virginiana*
Keteleeria Fortunei
Microcachrys tetragona
Larix dahurica
» *decidua*
» *leptolepis*
Libocedrus chilensis
» *decurrens*
» *Doniana*
Pherosphera Hookeriana
Phyllocladus alpina
» *trichomanoïdes*
Picea ajanensis
» *alba*
» *bicolor*
» *excelsa*
» *hondoënsis*
» *nigra*
» *obovata*
» *omorika*
» *orientalis*
» *polita*
» *pungens*
» *p.-argentea*
» *sitchensis*
Pinus australis
Pinus Balfouriana-aristata
» *brutia*
» *canariensis*
» *Cembra*
» *chihuahuana*
» *clausa*
» *contorta*
» *Coulteri*
» *densiflora*
» *edulis*
» *excelsa*
» *excelsa-Peuce*
» *flexilis*
» *Gerardiana*
» *glabra*
» *halepensis*
» *Jeffreyi*
» *inops*
» *insignis*
» *Lambertiana*
» *Laricio-austriaca*
» *Laricio-pallasiana*
» *longifolia*
» *Massoniana*
» *mitis*
» *monophylla*
» *Montezumae*
» *monticola*
» *Mughus*
» *muricata*
» *occidentalis*
» *palustris*
» *Parryana*
» *parviflora*
» *patula*
» *Pinaster*
» *Pinea*
» *ponderosa*
» *Pseudostrobus*
» *Pumilio*
» *rigida*
Pinus Sabiniana
» *serotina*
» *silvestris*
» *Strobus*
» *Taeda*
» *Thunbergi*
» *Torreyana*
» *tuberculata*
Podocarpus andina
» *dacrydioïdes*
» *elongata*
» *falcata*
» *ferruginea*
» *latifolia*
» *Mannii*
» *neriifolia*
» *nivalis*
» *salicifolia*
» *Sellowii*
» *spicata*
» *Thunbergii*
» *totara*
Pseudolarix Kämpferi
Pseudodotsuga Douglasii
Saxegothaea conspicua
Sciadopitys verticillata
Sequoia gigantea
» *sempervirens*
Taxodium distichum
Taxus baccata
Thuja gigantea
» *occidentalis*
» *orientalis*
Thujopsis dolabrata
Torreya californica
» *grandis*
» *nucifera*
Tsuga canadensis
» *Pattoniana*
Widdringtonia cupressoïdes
» *juniperoïdes*

Anmerk. Von der Anfertigung eines besonderen Literaturverzeichnisses wurde abgesehen, da die zitierte Literatur in dem von der Palaeobotanischen Abteilung der Königl. Geol. Landesanstalt in Aussicht genommenen Katalog ausführlich aufgeführt werden wird.

Register.

[Die im Text (S. 1—103) nicht besonders aufgeführten Arten der Liste S. 103 und 104 sind im Register fortgelassen.]









